

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

COMPORTEMENT TROPHIQUE D'UN HÉTÉROPTÈRE ZOOPHYTOPHAGE :  
LA PUNAISE DE LA MOLÈNE EN VERGERS DE POMMIERS

THÈSE  
PRÉSENTÉE  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR  
OLIVIER AUBRY

FÉVRIER 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Une thèse de doctorat est une expérience de vie longue et difficile et la réalisation de ce doctorat n'aurait jamais pu avoir lieu sans la confiance de mon directeur de recherche Éric Lucas. Il m'a encadré, aidé et conseillé pendant tout le processus académique. Mais il m'a également apporté la curiosité et une culture scientifique. Enfin, je ne remercierais jamais assez Eric pour son côté très humain, sa compréhension et pour m'avoir toujours soutenu pendant les moments personnels difficiles.

Je remercie également chaleureusement mes codirecteurs, Gérald Chouinard et Daniel Cormier qui m'ont supporté pendant ces très longues années et qui m'ont apporté une expertise essentielle. Nos échanges nous ont permis d'apporter un regard différent sur le système et nous ont parfois aidé à tamponner nos ardeurs.

Je tiens également à remercier tous les membres de mes différents jurys d'évaluation : Timothy Work durant le projet de thèse, Valérie Fournier lors de l'examen de synthèse et enfin Cristina Castañé, Caroline Provost et Pierre Drapeau pour l'évaluation de cette thèse.

Je remercie également le Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire (PSIA), pour le soutien financier du projet.

La fin de cette thèse de doctorat a été rendue possible grâce à une bourse institutionnelle de perfectionnement long terme en tant que chargé de cours et m'a permis de terminer dans des conditions optimales. Je remercie également la faculté des sciences pour l'octroi de deux bourses d'excellence (FARE). Je remercie aussi l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (IOBC) pour la bourse de mobilité qui m'a permis de participer à l'International Symposium Ecology of Aphidophaga 11, en Italie.

L'idée de ce projet n'aurait jamais germé sans Manon Laroche qui nous a alerté des problèmes que causait la punaise de la molène dans certains vergers au Québec. Merci

également à Yvon Morin pour les conseils afin de trouver des tétranyques. Enfin, je remercie les producteurs Philippe Laporte et Pierre Villeneuve pour m'avoir permis de faire un suivi des populations dans leurs vergers.

Je tiens également à remercier les membres de l'Institut de Recherche et de Développement en Agroenvironnement (IRDA) pour leur aide et leur collaboration dans le verger expérimental à Saint-Bruno-de-Montarville, notamment Sylvie Bellerose, Francine Pelletier, Jocelyn Tardif, et Franz Vanoosthuyse.

Je tiens aussi à remercier les membres du département des Sciences Biologiques de l'UQAM avec qui j'ai toujours eu d'excellents rapports.

Il est essentiel de remercier tous les assistants d'été et les stagiaires qui m'ont permis de mener à bien mes différentes expérimentations : Benjamin Carrara, Caroline Belle, Noémie Charest-Bourdon, Mathieu Ratelle, Claudia Roberge, Anik Pannetier-Lebeuf, Alessandro Dieni, Emilie Lapalme, Andréanne Simard, David Chouinard, Anahi Kerbaol et Félix-Antoine Langevin. Je tiens également à remercier les amis qui sont venus m'aider : David Rey et Pierre Chuard.

Je tiens également à remercier tous les membres du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM avec qui j'ai partagé d'excellents moments : Marc Fournier, Bruno Fréchette, Geneviève Labrie, Nathalie Roullé, Louise Voynaud, Jacinthe Tremblay, Arnaud Sentis, Julie Bourgeault, Olivier Morisset, Julie-Eleonore Maisonhaute, Martin Lavoie, Jennifer De Almeida, Elise Bélanger, Marilou Goyer, Dieynaba Diop, Elsa Etilé, François Dumont, Paula Cabrera, Mylène St-Onge, Virginia Hock, Marie-Eve Gagnon, Ymilie Francoeur et Stéphane Barriault. Je tiens également à remercier les étudiants de premier cycle qui ont effectué un stage d'initiation à la recherche au laboratoire.

Enfin, je tiens à remercier mes parents et ma famille qui m'ont toujours soutenu malgré la distance et les nombreuses années d'études. Je tiens également à remercier énormément mes meilleurs amis Eric Au Yeung et Hery Ratsima pour être toujours présents et pour m'avoir supporté lors des moments difficiles de remise en question.



## AVANT-PROPOS

Cette thèse de doctorat comprend une introduction (chapitre 1), quatre chapitres rédigés sous forme d'articles scientifiques et une discussion générale (chapitre 6). Les chapitres 2 et 3 sont publiés sous forme d'article scientifique. Le chapitre 4 est en préparation pour soumission. Le chapitre 5 a été soumis à une revue scientifique. L'introduction, le chapitre 3 et la conclusion générale sont rédigés en français. Les chapitres 2, 4 et 5 sont rédigés en anglais.

Lors de ce travail, j'ai effectué toutes les expérimentations, les analyses statistiques des données, ainsi que la rédaction des quatre chapitres à titre de premier auteur. Mon directeur de recherche, Éric Lucas, a assuré les moyens financiers et logistiques pour mener à bien ce projet. Mes co-directeurs de recherche, Gérald Chouinard et Daniel Cormier, ont assuré les moyens logistiques pour la réalisation des expériences sur le terrain. Tous les trois ont participé au développement des idées et de l'approche expérimentale, ainsi qu'aux discussions concernant les analyses de données et les résultats de chacun des chapitres. Ils m'ont accompagné lors de chacune des différentes étapes de rédaction et ils sont co-auteurs de chacun des quatre articles.

Cette recherche contribue grandement à l'avancement des connaissances fondamentales et appliquées.

1. Cette étude permet de mieux comprendre le comportement trophique complexe de la punaise de la molène, notamment pour chacun des cinq stades larvaires du cycle vital.
2. Cette thèse est la première étude à tester l'influence des proies extraguïdes et des prédateurs intraguïdes sur la phytophagie d'un omnivore véritable. La phytophagie n'est pas uniquement évaluée par l'observation des dommages économiques sur fruit, mais également par l'observation du comportement nutritionnel de la punaise (piqûres de nutrition).

3. Les résultats de cette thèse contribuent également à une meilleure compréhension du statut ravageur/bénéfique de la punaise de la molène en vergers de pommiers.
4. Enfin, l'ensemble des résultats de cette thèse a permis la mise sur pied d'une charte de gestion (encore préliminaire) de la punaise de la molène en vergers de pommiers au Québec.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
AVANT-PROPOS .....	iv
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xiii
RESUMÉ GÉNÉRAL .....	xiv
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
I.1. Problématique .....	1
I.2. États des connaissances.....	3
I.2.1. Interactions .....	3
I.2.2. Hétéroptères et mirides.....	16
I.2.3. Système biologique .....	30
I.3. Objectifs .....	42
CHAPITRE II	
INFLUENCE OF PLANT, ANIMAL AND MIXED RESOURCES ON DEVELOPMENT OF THE ZOOPHYTOPHAGOUS PLANT BUG <i>CAMPYLOMMA VERBASCI</i> (HEMIPTERA: MIRIDAE) .....	46
II.1. Résumé .....	47
II.2. Abstract.....	49
II.3. Introduction.....	50
II.4. Material and methods .....	52
II.5. Results.....	56
II.6. Discussion.....	69
II.7. Acknowledgements.....	73

CHAPITRE III	
INFLUENCE DU CULTIVAR DE POMMIER ET DE L'INTÉGRITÉ DU FRUIT	
SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA PUNAISE OMNIVORE <i>CAMPYLOMMA</i>	
<i>VERBASI</i> (HEMIPTERA : MIRIDAE)..... 74	
III.1. Résumé .....	75
III.2. Abstract .....	76
III.3. Introduction .....	77
III.4. Matériel et méthodes .....	78
III.5. Résultats .....	79
III.6. Discussion .....	85
III.7. Conclusions .....	86
III.8. Remerciements .....	86
CHAPITRE IV	
PHYTOPHAGY BY THE MULLEIN BUG ON APPLE FRUITS: FEEDING	
BEHAVIOR AND FRUIT DAMAGE ..... 87	
IV.1. Résumé .....	88
IV.2. Abstract .....	89
IV.3. Introduction .....	90
IV.4. Material and methods .....	92
IV.5. Results .....	96
IV.6. Discussion .....	107
IV.7. Conclusion.....	110
IV.8. Acknowledgements .....	111
CHAPITRE V	
INFLUENCE OF EXTRAGUILD PREYS AND INTRAGUILD PREDATORS	
ON THE PHYTOPHAGY OF THE ZOOPHYTOPHAGOUS BUG	
<i>CAMPYLOMMA VERBASI</i> ..... 112	

V.1. Résumé .....	113
V.2. Abstract.....	114
V.3. Introduction .....	115
V.4. Material and methods .....	117
V.5. Results .....	122
V.6. Discussion.....	131
V.7. Conclusion.....	135
V.8. Acknowledgements .....	136
CHAPITRE VI	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	137
IV.1. Caractéristiques d’histoire de vie .....	138
IV.2. Aspects écologiques .....	140
IV.3. Aspects économiques .....	143
BIBLIOGRAPHIE .....	149

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
I.1	Cladogramme présentant les relations entre les sous-familles de Miridae (Schuh, 1976) et montrant les habitudes alimentaires, ainsi que l'estimation de leur proportion relative (tiré de Wheeler, 2001) .	20
I.2	Cycle de vie de la punaise de la molène au Québec (schémas des stades tirés de Leonard, 1915) .....	33
II.1	Development index ( $\pm$ SE) of mullein bugs per A) plant diets, B) animal diets, and C) mixed diets. Diets with the same letters are not significantly different (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$ ; Steel-Dwass test, $p < 0.05$ ) .....	63
II.2	A) Percentage of nymphs surviving and reaching the next nymphal instar (experiments began with first, third or fifth nymphal instar from the permanent rearing). For each diet, an asterisk mean that the percentage of survival to the next instar for nymphs reared from the first, third and/or fifth nymphal instar was significantly different (Chi-2 test, $p > 0.05/m$ ). B) Percentage of nymphs surviving to adulthood (experiments began with first, third or fifth nymphal instar from the permanent rearing). For each diet, an asterisk mean that the percentage of adults for nymphs reared from first, third and/or fifth nymphal instar was significantly different (Chi-2 test, $p > 0.05/m$ ) ...	66
II.3	Development index ( $\pm$ SE) of mullein bugs reared from A) first nymphal instar, B) third nymphal instar, and C) fifth nymphal instar using different diets. For each instar, diets with the same letters are not significantly different (Wilcoxon/Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$ ; Steel-Dwass test, $p < 0.05$ ) .....	68
III.1	A) Temps de développement ( $\pm$ erreur-type) et B) indice de développement ( $\pm$ écart-type) des punaises de la molène par traitement (expérience 1). Une lettre différente indique une différence significative .....	80
III.2	A) Temps de développement ( $\pm$ erreur-type) et B) indice de développement ( $\pm$ écart-type) des punaises de la molène par traitement (expérience 2). Une lettre différente indique une différence significative .....	83

III.3	A) % de punaises de la molène ayant changé de stade et B) temps moyen de survie des larves de punaise de la molène à chaque stade ( $\pm$ erreur-type). Un astérisque * indique une différence significative (n.s. = non significatif, n.a. = non applicable) .....	84
IV.1	A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures per apple fruit, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing on apple fruits and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in the laboratory according to cultivar. Cultivars with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$ ; Steel-Dwass, $p < 0.05$ ) .....	97
IV.2	A) Proportion ( $\pm$ SE) of apple fruit aborted (i.e. flowers that did not produce apple fruit) in the field at mid-season and harvest according to cultivar. For each cultivar, there was no significant difference (Wilcoxon, $p < 0.05$ ). B) Proportion ( $\pm$ SE) of apple fruits damaged (i.e. fruits with at least one damage) and C) mean number ( $\pm$ SE) of damages per apple fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to cultivar. Within each assessment period, cultivars with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$ ; Dunn, $p < 0.05$ ) .....	99
IV.3	A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures per apple fruit, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing on apple fruits and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in the laboratory according to apple size for 'Red Delicious' and 'Honeycrisp' fruits. Within each cultivar, fruit sizes with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$ ; Steel-Dwass, $p < 0.05$ ) .....	103
IV.4	A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures per 'Red Delicious' fruit, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing on apple fruits and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in laboratory according to nymphal instar. Nymphal instars with the same letters are not significantly different (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$ ; Steel-Dwass, $p < 0.05$ ) .....	104
IV.5	A) Proportion ( $\pm$ SE) of 'Red Delicious' fruits aborted (i.e. flowers that did not produce apple fruit), B) proportion ( $\pm$ SE) of 'Red Delicious' fruits damaged (i.e. fruits with at least one damage) and C) mean number ( $\pm$ SE) of damages per 'Red Delicious' fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to nymphal instar. Within each assessment period, nymphal instars with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$ ; Dunn, $p < 0.05$ ) .....	106



V.1	A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in laboratory according to prey species and densities. Within each prey species, densities topped by the same letter are not significantly different (Kruskal-Wallis, $p \leq 0.05$ ; A, Steel-Dwass, $p \leq 0.05$ ; B & C, Dunn, $p \leq 0.05$ ) .....	124
V.2	A) Proportion ( $\pm$ SE) of aborted fruit (i.e. flowers that did not produce apple fruits or fruitlets that have fallen), B) proportion ( $\pm$ SE) of damaged fruit (i.e. with at least one damage) and C) mean number ( $\pm$ SE) of damages per apple fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to prey densities by bug density. Within each assessing period and bug density, prey densities topped by the same letter are not significantly different (Kruskal-Wallis, $p \leq 0.05$ ; Dunn, $p \leq 0.05$ ) .....	126
V.3	A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in laboratory according to the presence of a predator. Within each bug-predator combination, an asterisk (*) indicates a significant difference between the presence of a predator or not (Wilcoxon, $p \leq 0.05$ ). CvN1+HaAd = <i>Campylomma verbasci</i> first nymphal instar + <i>Harmonia axyridis</i> adult. CvN1+SpAd = <i>Campylomma verbasci</i> first nymphal instar + <i>Stethorus punctillum</i> adult. CvN3+SpAd = <i>Campylomma verbasci</i> third nymphal instar + <i>Stethorus punctillum</i> adult. CvN4+CmN2 = <i>Campylomma verbasci</i> fourth nymphal instar + <i>Coleomegilla maculata</i> second larval instar .....	128
V.4	A) Proportion ( $\pm$ SE) of aborted fruit, B) proportion ( $\pm$ SE) of damaged fruit and C) mean number ( $\pm$ SE) of damages per apple fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to the presence of a predator. Within each bug-predator combination, there was no significant difference (Wilcoxon, $p \leq 0.05$ ). CvN1+HaAd = <i>Campylomma verbasci</i> first nymphal instar + <i>Harmonia axyridis</i> adult. CvN1+SpAd = <i>Campylomma verbasci</i> first nymphal instar + <i>Stethorus punctillum</i> adult. CvN3+SpAd = <i>Campylomma verbasci</i> third nymphal instar + <i>Stethorus punctillum</i> adult. CvN4+CmN2 = <i>Campylomma verbasci</i> fourth nymphal instar + <i>Coleomegilla maculata</i> second larval instar .....	130

VI.1	Charte de gestion de la punaise de la molène en vergers de pommiers au Québec .....	147
------	--	-----

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
I.1 Principales cultures dans lesquelles des dommages occasionnés par des Miridae ont été rapportés (Conti et Bin, 2001; Wheeler, 2000a, 2001; Haye <i>et al.</i> , 2006; Castane <i>et al.</i> , 2011) .....	28
I.2 Plantes hôtes sur lesquelles la punaise de la molène a été observée (Leonard, 1915; Gilliatt, 1935; Pickett, 1938; Knight, 1941; Lord, 1971; McMullen et Jong, 1970; Acquafresca et Newton, 1986; Thistlewood <i>et al.</i> , 1989a; Thistlewood <i>et al.</i> , 1990; Arnoldi <i>et al.</i> , 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk <i>et al.</i> , 1997) .....	34
I.3 Proies animales pouvant être consommées par la punaise de la molène (McMullen et Jong, 1970; Lord, 1971; Niemczyk, 1978; Acquafresca et Newton, 1986; Arnoldi <i>et al.</i> , 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk <i>et al.</i> , 1997; Wheeler, 2000b; Reding <i>et al.</i> , 2001) .....	36
II.1 Mean percentage of first nymphal instar mullein bug that reached each instar during their development on respective diets. Numbers within a column followed by the same letter do not differ significantly (G test; $p < 0.05/(m-1)$ ) .....	57
II.2 Mean ( $\pm$ SE) weight and developmental time for male and female adults (from first nymphal instar). Numbers within a column followed by the same letter do not differ significantly (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$ ; Dunn test, $p < 0.05$ ); males and females were analysed separately.....	59
II.3 Mean developmental time (days) for each nymphal instar ( $\pm$ SE) and survival duration ( $\pm$ SE). Numbers within a column followed by the same letter do not differ significantly (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$ ; Dunn test, $p < 0.05$ ; Steel-Dwass test, $p < 0.05$ ) .....	62
IV.1 Mean size and weight ( $\pm$ SE) of damaged vs undamaged apple fruits according to cultivar at A) mid-season and B) harvest.....	100

## RÉSUMÉ GÉNÉRAL

L'omnivorie trophique est définie par la capacité d'un organisme à se nourrir à plus d'un niveau trophique. Par exemple, la prédation intragilde (quand un organisme dévore un compétiteur) est une forme d'omnivorie trophique. L'omnivorie véritable (un cas particulier d'omnivorie trophique) se caractérise par la capacité à consommer à la fois des ressources végétales et animales, notamment au même stade de développement. Selon chaque espèce (ou stade de développement), on peut alors distinguer la zoophytophagie qui reflète la prévalence de la zoophagie, et la phytozoophagie qui reflète la prévalence de la phytophagie.

Dans les vergers de pommiers, la punaise de la molène *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera : Miridae) est un insecte omnivore zoophytophage qui peut être considéré comme un ravageur ou comme un insecte bénéfique. Du point de vue ravageur, ses piqûres de nutrition sur les fleurs et les jeunes pommes en développement peuvent entraîner la formation de dégâts et de malformations pouvant aller jusqu'au déclassement de la valeur économique des fruits. Du point de vue bénéfique, ce miride est un important prédateur de nombreux arthropodes ravageurs, tel que les acariens phytophages, les psylles et les pucerons.

La punaise de la molène est donc un modèle particulièrement intéressant pour étudier non seulement les aspects fondamentaux de l'omnivorie et des interactions biologiques, mais également d'un point de vue appliqué les aspects liés à son statut ravageur/bénéfique en vergers. Le système biologique étudié est donc constitué de *C. verbasci*, de proies extraguildes (Tetranychidae et Aphididae), de prédateurs intraguildes (Coccinellidae), ainsi que des hôtes végétaux (pommier et molène).

Le premier volet de cette étude visait à 1) étudier la valeur de différentes diètes végétales, animales et mixtes sur le développement et la survie de la punaise de la molène, ainsi que 2) d'évaluer si la qualité des ressources change selon le stade larvaire considéré. Nos résultats ont montré que la diète d'élevage (pucerons vivants, feuilles de pomme de terre, œufs de lépidoptères et pollen) constitue une diète de haute qualité (70% d'adultes, temps de développement court, adultes de grande taille). Les diètes de qualité moyenne sont constituées de pomme + pollen ou d'œufs de lépidoptères. Les diètes de faible qualité ont permis le développement de moins de 35% d'adultes avec un temps de développement long. Les diètes inappropriées n'ont pas permis le développement jusqu'au stade adulte. Au stade 3, les pommes Délicieuse rouge ont permis le développement de 10% d'adultes, alors que les pommes Honeycrisp n'ont pas permis le développement d'adultes.

Les pommes n'ont pas permis le développement d'adultes à partir du stade 1, quel que soit le cultivar. Les pommes dont l'intégrité avait été altérée (pommes piquées ou coupées) n'ont pas non plus permis le développement d'adultes.

Le second volet étudiait l'influence du cultivar, de la taille des fruits et du stade larvaire de la punaise sur la phytophagie de la punaise de la molène. La phytophagie était évaluée par l'observation des piqûres de nutrition en laboratoire et par les dommages aux fruits en vergers. Le cultivar Délicieuse rouge était plus souvent piqué en laboratoire que les autres cultivars et contenait plus de dommages aux fruits. Les jeunes pommes de moins de 10 mm étaient significativement plus piquées en laboratoire que les plus gros fruits. Dans la littérature, les dommages sont rapportés comme étant plus importants lorsque la punaise pique les fruits entre la floraison et jusqu'à ce que les fruits atteignent 10 mm. En laboratoire, les larves de stade 5 piquaient plus souvent les pommes que les jeunes stades, mais aucune différence dans le nombre de dommages n'a été observée.

Le troisième volet avait pour objectif d'étudier l'influence des proies extraguilides et des prédateurs intraguilides sur la phytophagie de la punaise de la molène. La phytophagie était évaluée par l'observation des piqûres de nutrition en laboratoire et par le suivi des dommages aux fruits en vergers. Nos résultats confirment que la présence de proies extraguilides (pucerons et tétranyques) réduit de façon importante la phytophagie de *C. verbaschi* (piqûres de nutrition et dommages). Par contre, nos résultats confirment seulement partiellement que la présence de prédateurs intraguilides réduit la phytophagie. En effet, les piqûres de nutrition en laboratoire sont réduites en présence de certaines espèces de prédateurs, tandis que les dommages ne sont jamais réduits sur le terrain.

L'ensemble des résultats a permis l'élaboration d'une charte de gestion de la punaise de la molène à l'intention des agronomes et des producteurs agricoles. Cette charte pourrait constituer un outil de diagnostic efficace pour évaluer les seuils d'intervention, afin d'optimiser les traitements lorsque cet insecte est considéré comme un ravageur, tout en le conservant quand il agit comme prédateur bénéfique.

**MOTS-CLÉS :** Miridae, Tetranychidae, Aphididae, Coccinellidae, omnivorie trophique, omnivorie véritable, prédation intraguilde, zoophytophagie, phytozoophagie, développement, nutrition, relation trophique, diète

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### I.1. Problématique

L'omnivorie a longtemps été considérée comme rare en nature, mais elle est maintenant bien acceptée comme une habitude alimentaire cosmopolite (Eubanks et Styrsky, 2005). Cependant, la compréhension des conséquences écologiques de la nutrition à plusieurs niveaux trophiques en est à ses débuts. Les fonctions de l'omnivorie chez ces organismes, et la relation fonctionnelle entre la nutrition sur la plante et sur la proie, sont peu connues (Eubanks *et al.*, 2003). Une question fondamentale et essentielle sur les conséquences écologiques de l'omnivorie concerne la réponse des omnivores aux variations de leurs ressources à plus d'un niveau trophique. Par exemple, les omnivores qui se nourrissent à la fois sur des plantes et des proies rencontrent des variations dans la qualité des deux types de ressources alimentaires (Kiman et Yeargan, 1985; Bjorndal, 1991; Milne et Walter, 1997), ainsi que dans leur quantité. Peu de choses sont connues sur les facteurs qui déclenchent le changement de stratégie alimentaire entre la zoophagie et la phytophagie (Eubanks et Denno, 1999; Agrawal *et al.*, 1999).

Au niveau appliqué, l'utilisation des prédateurs zoophytophages peut contribuer à la stabilité de la dynamique des populations de ravageurs, avec comme résultat la stabilité de la lutte biologique (Lalonde *et al.*, 1999). En effet, grâce à sa capacité de changement trophique lorsque les ressources végétales ou animales sont rares, un zoophytophage peut réduire le nombre initial de proies dans la population, et ainsi diminuer l'ampleur de la croissance de la population de proies ou retarder le pic de population (Wiedenmann *et al.*, 1996). Cependant, le potentiel réel des prédateurs zoophytophages en lutte biologique doit être testé sur le terrain pour chaque système prédateurs-proies (Alomar, 2007). De l'information est donc nécessaire espèce par espèce concernant certains aspects, tels que les stades de développement responsables des attaques, les stades phénologiques de la culture sensibles aux attaques, la relation entre les piqûres



de nutrition et les dommages économiques et l'influence des interactions avec les proies, les compétiteurs et les prédateurs.

La prédation intragilde (IGP) peut affecter la distribution, l'abondance et l'évolution des populations d'une communauté (Polis *et al.*, 1989; Holt et Polis, 1997). La capacité à maintenir les populations de ravageurs sous le seuil de dommages doit être déterminée et les interactions avec les arthropodes présents dans l'écosystème ainsi que les impacts des différentes composantes de cet environnement doivent être caractérisés. De plus, les interactions intraguildes entre de vrais omnivores (se nourrissant à la fois sur des ressources végétales et animales) a reçu peu d'attention de la part des chercheurs et le lien entre l'omnivorie et l'IGP n'est pas clairement établi (Gillespie et Roitberg, 2006).

Les omnivores possèdent des adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales mixtes retrouvées chez les prédateurs et les herbivores. Ces combinaisons uniques de caractéristiques affectent leurs réponses numériques et fonctionnelles envers les populations de proies (Eubanks et Styrsky, 2005). La valeur sélective (« fitness ») des omnivores est fortement affectée par la qualité de leur diète et la consommation d'un type de ressource peut être altérée par la consommation d'un autre type de diète. Les préférences alimentaires des omnivores sont également influencées par leur histoire évolutive, le comportement des proies, leur taille, la toxicité des ressources et leur abondance (Eubanks, 2005).

Une meilleure compréhension de l'omnivorie et ses effets a une importance certaine au niveau écologique pour mieux comprendre la dynamique des populations des différents organismes impliqués, mais également au niveau appliqué, dans le cas où un prédateur omnivore peut influencer les populations de ravageurs d'importance économique.

La punaise de la molène, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera : Miridae) est un zoophytophage abondant en vergers de pommiers. D'un point de vue néfaste, ses piqûres de nutrition en début de saison peuvent provoquer l'apparition de



dommages sur les pommes en développement et peuvent entraîner un déclassement des fruits (Thistlewood et Smith, 1996). D'un point de vue bénéfique, il participe à la lutte naturelle contre plusieurs ravageurs, notamment les acariens phytophages et les pucerons. Ainsi, cet insecte zoophytophage peut être un bon modèle d'étude pour approfondir les connaissances fondamentales sur l'omnivorie, tant au niveau individuel qu'au niveau des interactions écologiques, mais également pour une meilleure compréhension de son statut en vergers de pommiers.

## I.2. États des connaissances

### I.2.1. Interactions

#### I.2.1.1. Omnivorie

##### I.2.1.1.1. Définition

Les omnivores sont des consommateurs qui se nourrissent à plusieurs niveaux trophiques (Pimm et Lawton, 1978; Eubanks, 2005). Les omnivores peuvent être classés selon leur diète ou selon leur rôle écologique dans les réseaux trophiques (Coll et Guershon, 2002). Le terme polyphagie est parfois utilisé comme synonyme d'omnivorie (Harborne, 1988).

L'omnivorie, classée selon la diète, peut être opportuniste, obligatoire ou facultative, selon l'importance relative des ressources animales et végétales sur les performances des omnivores (Overmeer, 1985). Les omnivores opportunistes peuvent être placés proches des extrêmes (phytophages et zoophages) du continuum, c'est-à-dire proche de la phytozoophagie (herbivores qui consomment des ressources animales) ou de la zoophytophagie (carnivores qui consomment des ressources végétales), dépendamment de la perception de leur position relative dans le continuum des habitudes alimentaires (Alomar, 2007). Chez la plupart des arthropodes omnivores, il y a également un changement dans les habitudes alimentaires selon le stade de vie (Coll

et Guershon, 2002; Wäckers et Van Rijn, 2005), c'est-à-dire qu'ils sont zoophages à certains stades et phytophages à d'autres périodes de leur cycle de vie. Par exemple, certaines espèces de syrphes et de chrysopes ont des larves zoophages et des adultes phytophages. Les autres omnivores incluent des ressources végétales et animales dans leur diète tout au long de leur vie, bien que l'importance relative des deux puisse varier avec l'âge (Eubanks et Styrsky, 2005).

Les omnivores peuvent également être classés selon leur rôle dans les réseaux trophiques et on va alors parler d'omnivorie trophique (Havens *et al.*, 1996). L'omnivorie véritable est un cas particulier d'omnivorie trophique dans lequel le consommateur se nourrit à la fois sur des ressources animales et végétales (Coll et Guershon, 2002). Dans une perspective écologique, on peut distinguer deux types d'omnivores : les omnivores intraguildes et les omnivores interguildes (Coll et Guershon, 2002). Par exemple, si le prédateur omnivore et la proie phytophage consomment la même plante, il s'agit d'omnivorie intragilde.

L'omnivorie est maintenant acceptée comme étant largement répandue dans le règne animal (Sprules et Bowerman, 1988; Polis *et al.*, 1989; Vadas, 1989; Diehl, 1993; Whitman *et al.*, 1994; Rosenheim *et al.*, 1995; Alomar et Wiedenmann, 1996; Coll et Guershon, 2002; Cooper et Vitt, 2002). Beaucoup d'arthropodes sont omnivores, notamment dans le sous-embranchement des crustacés, la sous-classe des acariens et la sous-classe des copépodes (Kleppel, 1993; Momen et El-Saway, 1993; McMurtry et Croft, 1997; Buck *et al.*, 2003), ainsi que dans plusieurs ordres d'insectes incluant les orthoptères, les dermaptères, les thysanoptères, les hétéroptères, les coléoptères et les hyménoptères (Whitman *et al.*, 1994; Coll et Guershon, 2002). Beaucoup de vertébrés sont également omnivores, dont plus de la moitié des espèces de lézards (Cooper et Vitt, 2002) et certains poissons, oiseaux et petits mammifères (Stoddart, 1979; Moyle et Cech, 1988; Vadas, 1989; Gill, 1994; Klasing, 1999; Campos *et al.*, 2001).

#### I.2.1.1.2. Caractéristiques

Du fait que les diètes animales et végétales diffèrent beaucoup dans leur composition chimique, leur caractéristique physique et leur valeur nutritionnelle, les omnivores ont besoin d'adaptations physiologiques et morphologiques (enzymes digestives, pièces buccales, ...) qui ne sont normalement présentes que chez les zoophages ou les phytophages stricts (Cooper, 2002; Cooper et Vitt, 2002; Eubanks *et al.*, 2003). Par exemple, les insectes omnivores du sous-ordre Heteroptera possèdent un système digestif et des glandes salivaires accessoires qui sont intermédiaires à ceux trouvés chez les herbivores ou les prédateurs (Slater et Carayon, 1963; Goodchild, 1966; Boyd *et al.*, 2002), ainsi que des enzymes digestives végétales et animales des deux groupes (Baptist, 1941; Goodchild, 1966; Kahn et Ford, 1967; Miles, 1972; Varis *et al.*, 1983; Cohen, 1990, 1996; Schaefer et Panizzi, 2000; Wheeler, 2001; Boyd *et al.*, 2002). Chez les poissons, la dentition de la mâchoire, la longueur relative de l'intestin, et le motif d'enroulement de l'intestin des omnivores sont typiquement intermédiaires entre les prédateurs et les herbivores stricts (Moyle et Cech, 1988; Kabasakal, 2001). Quant aux lézards omnivores, ils ont acquis la capacité de détecter et discriminer chimiquement les ressources végétales des ressources animales, alors que les prédateurs ou herbivores stricts ne perçoivent qu'un des deux types (Cooper *et al.*, 2000; Cooper et Habegger, 2000, 2001; Cooper, 2002). Des patrons morphologiques et physiologiques similaires sont trouvés dans beaucoup de groupes omnivores, notamment parmi les copépodes, les rongeurs et les oiseaux (Kleppel, 1993; Gill, 1994; Klasing, 1999; Romano *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2001). De plus, les omnivores doivent être capables de surmonter les stratégies de défense déployées par les plantes, ainsi que celles déployées par les proies (Coll et Guershon, 2002).

Chez beaucoup d'omnivores, l'effet combiné de la consommation de deux types de ressources peut améliorer leur qualité nutritionnelle et cet effet synergique (facilitation trophique) peut affecter fortement leur valeur sélective (Waldbauer et Friedman, 1991;

Singer et Bernays, 2003). Par exemple, la valeur calorique des lentilles d'eau consommées par des tortues omnivores est augmentée lorsque ingérées avec des larves d'insectes (Bjorndal, 1991). Des effets similaires ont été observés sur des copépodes (Kumar et Rao, 1999a; Bonnet et Carlotti, 2001), des crabes (Buck *et al.*, 2003) et beaucoup d'insectes (Evans, 2000; Coll et Guershon, 2002; Hurka et Jarosik, 2003; Patt *et al.*, 2003). Le fait de mélanger des diètes végétales et animales peut également permettre à un organisme d'obtenir des composés disponibles dans seulement un des deux types de ressource et donc d'atteindre la gamme complète de ses besoins nutritionnels (Waldbauer et Friedman, 1991). Une synthèse sur les effets d'une diète omnivore, chez des insectes qui ajoutent des ressources végétales à leurs ressources animales, a montré que le développement juvénile était plus rapide dans 36 cas sur 50 (Eubanks et Styrsky, 2005). Cela est particulièrement vrai lorsque les ressources végétales contiennent de grandes concentrations d'azote ou lorsque les ressources végétales ont un effet synergique sur les proies (Eubanks, 2005).

Les zoophytophages, aussi appelés prédateurs facultatifs ou prédateurs herbivores (Alomar, 2007), vont trouver par la phytophagie des éléments nutritifs qui sont essentiels à leur diète ou sont un substitut lorsque les proies sont rares. La zoophytophagie joue ainsi un rôle majeur dans le maintien des prédateurs (Alomar, 2007). Les habitudes alimentaires facultatives sont présentes dans plusieurs groupes prédateurs (Hagen *et al.*, 1999; McMurtry et Croft, 1997). Par exemple, certaines espèces de Coccinellidae omnivores vont souvent consommer du pollen ou du nectar lorsque les proies sont rares et des acaridés Phytoseiidae peuvent se maintenir et se reproduire en consommant du pollen (Alomar, 2007). Chez les hétéroptères, l'ajout de ressources végétales à leur diète animale leur a permis d'accélérer leur développement, ainsi que d'augmenter leur longévité et leur fécondité (Alomar et Wiedenmann, 1996; Coll et Ruberson, 1998a; Wheeler, 2001). Les bénéfices dérivés de ces habitudes alimentaires sont spécifiques et dépendent de la qualité des composés animaux et végétaux de chaque diète (Alomar, 2007).

#### I.2.1.1.3. Importance écologique

La combinaison unique de caractéristiques phytophages et zoophages affecte fortement les réponses fonctionnelle et numérique des omnivores sur les populations de proies (Eubanks, 2005). Ainsi, beaucoup de modèles prédisent que les omnivores peuvent avoir un plus grand effet supprimeur sur les populations de proies que les prédateurs stricts (Crawley, 1975; Pimm et Lawton, 1977, 1978; Holt, 1984; Polis *et al.*, 1989; Polis, 1991; Holt et Lawton, 1994; Holt et Polis, 1997), notamment à cause d'une compétition pour la ressource végétale partagée (Holt et Polis, 1997; Diehl et Feissel, 2000). En effet, la plante partagée contribue au maintien d'une pression de prédation plus grande sur la proie herbivore en favorisant une densité de population de l'omnivore plus grande et plus stable (Diehl et Feissel, 2000). Par exemple, la capacité de se nourrir à la fois sur des ressources animales et végétales est associée à un contrôle descendant (« top-down ») des acariens omnivores sur des acariens phytophages (Walde, 1994; McMurtry et Croft, 1997), ainsi qu'à un fort impact de poissons omnivores sur le plancton (Lazzaro *et al.*, 2003), de crabes estuariens sur leurs proies (Jensen et Asplen, 1998), et de poissons omnivores et crevettes sur les communautés benthiques des cours d'eau tropicaux (Pringle et Hamazaki, 1998). Cependant, les effets des omnivores sur les proies peuvent varier dans le temps et dans l'espace (Agrawal *et al.*, 1999; Agrawal et Klein, 2000; Eubanks et Denno, 2000a; Aldana *et al.*, 2002; Geddes et Trexler, 2003).

L'écologie des communautés prédit que les omnivores peuvent être plus susceptibles de supprimer les populations de leurs proies que les prédateurs stricts car les omnivores qui se nourrissent à plus d'un niveau trophique sont peu susceptibles de mourir de faim ou d'émigrer lorsque les proies sont rares (Crawley, 1975; Pimm et Lawton, 1977, 1978; Walde, 1994; Eubanks et Denno, 1999). Ceci a été montré avec des acariens omnivores (Magalhaes et Bakker, 2002), des jeunes stades de mantes religieuses qui



consommaient du pollen (Beckman et Hurd, 2003), des Pentatomidae (Valicente et O'Neil, 1995; Wiedenmann *et al.*, 1996) et des Geocoridae (Eubanks et Denno, 1999). Ainsi, les omnivores peuvent continuer à capturer et consommer des proies à faibles densités et peuvent les conduire à des extinctions locales (Eubanks et Styrsky, 2005). À l'inverse, les prédateurs stricts vont soit mourir de faim, soit émigrer lorsque les proies sont rares, permettant aux proies d'échapper à la prédation à de faibles densités et aux populations de rebondir (Eubanks et Styrsky, 2005). Cependant, la qualité antérieure des proies et des plantes peut affecter la survie durant les périodes sans proies, notamment la teneur en azote, qui varie selon le niveau trophique, peut affecter les bénéfices de l'omnivorie chez beaucoup d'arthropodes (Denno et Fagan, 2003).

Beaucoup d'études suggèrent que des variations dans les ressources végétales affectent la dispersion et la distribution des omnivores (Eubanks, 2005). Par exemple, les syrphes adultes sont fortement attirées par les zones avec beaucoup de fleurs (Cowgill *et al.*, 1993; Evans et Swallow, 1993; Hickman *et al.*, 1995; Hickman et Wratten, 1996; Sutherland *et al.*, 1999; Hickman *et al.*, 2001); les Anthocoridae sont également attirées par les fleurs (Kiman et Yeorgan, 1985; Read et Lampman, 1989; Evans et Swallow, 1993; Coll, 1996; Eubanks et Denno, 1999); le pollen affecte la distribution des acariens omnivores en vergers de pommiers (Kennett *et al.*, 1979; Addison *et al.*, 2000) et le pollen et les fleurs affectent la distribution de certaines coccinelles (Coll et Bottrell, 1991; Coll et Bottrell, 1992; Cottrell et Yeorgan, 1998; Harmon *et al.*, 2000).

L'impact potentiel des omnivores sur les proies ne dépend pas seulement de leur capacité à persister durant les périodes de rareté des proies, mais également de leur réponse numérique lorsque la consommation de ressources végétales et animales alternatives diminue la consommation de la proie focale (Abrams, 1987; Cottrell et Yeorgan, 1998; Eubanks et Denno, 2000b). Par exemple, la nutrition sur des ressources végétales de haute qualité peut résulter en des populations d'omnivores relativement grandes et persistantes (Eubanks et Styrsky, 2005), tel que chez des acariens Phytoseiidae en présence de pollen (McMurtry et Scriven, 1966a, 1966b). À l'inverse,

les plantes peuvent fournir une ressource alimentaire préférée entraînant une plus faible consommation de proies (Eubanks et Styrsky, 2005) et ceci a été démontré chez des copépodes consommant des algues (Kumar et Rao, 1999b), chez des acariens omnivores (McMurtry et Scriven, 1966a, 1966b; Wei et Walde, 1997) et des coccinelles (Cottrell et Yeargan, 1998) consommant du pollen, et chez des Geocoridae en présence de cosse de haricots (Eubanks et Denno, 2000b). Par contre, la consommation d'œufs de lépidoptères par *Dicyphus hesperus* Knight (Hemiptera : Miridae) augmente lorsque des feuilles de tomates sont ajoutées à sa diète (Gillespie et McGregor, 2000) à cause des effets négatifs de la forte teneur des feuilles en  $\alpha$ -tomatine, un glycoalcaloïde stéroïdal toxique (Lucas et Alomar, 2001).

En fait, les effets de la phytophagie sur la consommation des proies vont dépendre principalement des préférences alimentaires des omnivores (Gismervik et Andersen, 1997; Rosenheim et Corbett, 2003; Singer et Bernays, 2003), préférences qui sont affectées par leur histoire évolutive et leur caractère ancestral (Cooper, 2002; Eubanks *et al.*, 2003), la qualité des proies (Eubanks et Denno, 1999; Jansen *et al.*, 2003), la mobilité des proies (Eubanks et Denno, 2000b; Rosenheim et Corbett, 2003), la taille des omnivores (Badalamenti *et al.*, 2002), la toxicité des plantes (Weiser et Stamp, 1998; Agrawal *et al.*, 1999; Agrawal et Klein, 2000), l'abondance relative des ressources végétales et animales (Agrawal *et al.*, 1999; Eubanks et Denno, 1999), la saison et l'ontogénie (Aldana *et al.*, 2002; Patt *et al.*, 2003).

La phytophagie par les prédateurs omnivores devrait promouvoir un contrôle ascendant (« bottom-up ») et peut augmenter la probabilité de cascades trophiques (Dayton, 1984; Holt, 1984; Polis *et al.*, 1989; Polis, 1991; Holt et Lawton, 1994; Polis et Strong, 1996; Holt et Polis, 1997; Eubanks et Denno, 1999, 2000b), ce qui va ultimement bénéficier à la plante (Eubanks, 2005). Par exemple, les populations de proies sont réduites lorsque *Geocoris* sp. (Hemiptera : Geocoridae) est en présence de plants de haricots avec cosse, alors que la présence de cosse réduit sa consommation individuelle de proies (Eubanks et Denno, 2000b). Ces résultats sont cohérent avec les modèles



mathématiques et heuristiques sur l'omnivorie (Polis et Strong, 1996; Holt et Polis, 1997; Diehl et Feissel, 2000). L'omnivorie disperse les effets directs de la consommation tout au long de la chaîne trophique, plutôt que de les concentrer à un niveau trophique particulier (Eubanks, 2005), favorisant des populations plus grandes, persistantes et souvent moins variables.

Du fait de leurs habitudes alimentaires relativement variées, les espèces invasives omnivores peuvent s'installer avec succès dans les nouveaux habitats et peuvent avoir un impact plus fort sur les espèces natives une fois qu'elles sont établies (Woodward et Hildrew, 2001; Kooi *et al.*, 2002; Schoener *et al.*, 2002).

#### I.2.1.1.4. Importance économique

La plupart des études sur les omnivores portent sur des zoophytophages liés à des programmes de lutte biologique conservative dans des cultures de coton, de légumes et en vergers (Alomar et Wiedenmann, 1996; Coll et Ruberson, 1998a; Albajes et Alomar, 1999; Hull et Horsburgh, 1995; Reding *et al.*, 2001). La valeur bénéfique d'un omnivore qui s'attaque à un ravageur, ou qui entre en compétition avec lui, peut être contrebalancée par les dommages économiques qu'il peut causer en tant que phytophage par ses activités de nutrition ou d'oviposition (Coll et Guershon, 2002). Certains insectes omnivores sont également impliqués dans la transmission de pathogènes fongiques, bactériens ou viraux (Wheeler, 2001). En fait, le statut bénéfique ou néfaste de la plupart des omnivores est souvent confus (Coll, 1998). Par exemple, *Dicyphus tamaninii* (Hemiptera : Miridae) permet de lutter efficacement contre les mouches blanches et les thrips dans la culture du concombre sans endommager les fruits (Gabarra *et al.*, 1995), mais il est responsable de dommages importants dans les cultures de tomates lorsque les proies sont peu nombreuses (Alomar *et al.*, 1991; Gabarra *et al.*, 1988). Il a d'ailleurs pu être utilisé comme agent de lutte biologique suite à l'élaboration d'une charte de gestion (Alomar et Albajes, 1996). Une autre

espèce, *D. hesperus* se nourrit préférentiellement sur les feuilles de tomates et il est donc un meilleur agent de lutte biologique que *D. tamaninii* (McGregor *et al.*, 2000). Cependant, les omnivores introduits dans les programmes de lutte biologique contre les mauvaises herbes peuvent être problématiques si ils s'attaquent aux herbivores, entravant ainsi les efforts de lutte (Rosenheim *et al.*, 1995). Par contre, les omnivores peuvent avoir un effet synergique avec les parasitoïdes et améliorer la suppression des populations de ravageurs (Daane *et al.*, 1998; Thompson et Hagen, 1999). En fait, il faut vérifier les coûts et bénéfices pour chaque espèce de zoophytophage en fonction de l'espèce, du stade, de l'abondance du prédateur et des proies, et de la culture et du cultivar (Alomar, 2007).

La phytophagie ne doit donc pas être vue uniquement comme problématique, mais plutôt comme une façon de maintenir les populations d'omnivores lorsque les proies sont rares (Alomar et Wiedenmann, 1996; Coll et Ruberson, 1998a; Lucas et Alomar, 2001). Ainsi, les prédateurs zoophytophages peuvent s'établir plus tôt dans le cycle de la culture afin d'empêcher ou de retarder l'accumulation de grandes populations de proies, et ils peuvent être déjà présents si de nouveaux ravageurs arrivent (Albajes et Alomar, 1999). La capacité des omnivores à maintenir leurs populations sur des ressources végétales lorsque les proies sont rares peut donc résulter en une lutte biologique plus efficace (Coll et Guershon, 2002). Par exemple, un seul lâcher de *Orius* sp. par saison est suffisant pour lutter contre les thrips dans une culture de poivron contenant du pollen (Van Lenteren et Loomans, 1999). La conservation des populations naturelles d'omnivores est souhaitée car ils peuvent persister dans l'habitat à de faibles densités de proies, limitant alors la taille des populations de leurs proies et empêchant toute prolifération (Coll et Guershon, 2002). La présence de ressources végétales de haute qualité, tel que le nectar ou le pollen, a tendance à attirer les parasitoïdes et les prédateurs omnivores (Addison *et al.*, 2000; Jervis *et al.*, 1993; Landis *et al.*, 2000; Whitman, 1994). Des pratiques culturales, tel que l'irrigation et l'ajout d'azote, peuvent également influencer les omnivores car elles modifient la valeur nutritionnelle des

plantes (Coll et Guershon, 2002). Les ressources végétales peuvent également être utilisées dans l'élevage et la distribution des omnivores dans les programmes de lutte biologique inondative (Coll et Guershon, 2002).

Les omnivores peuvent être directement exposés aux pesticides systémiques à cause de leur alimentation directe (Aveling, 1981; Brown et Shanks, 1976; Elliott et Way, 1968; Ridgway *et al.*, 1967). Cependant, ils devraient montrer une plus forte résistance aux insecticides que les prédateurs stricts 1) car les omnivores possèdent plus d'enzymes détoxifiantes et donc devraient être capables de mieux gérer les composés toxiques secondaires (Gordon, 1961) et 2) par leur faible tendance à se disperser lorsque la population de proies diminue doit influencer leur vitesse d'évolution de résistance aux insecticides (Coll *et al.*, 1994).

#### I.2.1.2. Prédation intragilde

##### I.2.1.2.1. Définition

La prédation intragilde (IGP) est définie comme la prédation sur un compétiteur (Polis *et al.*, 1989; Polis et Holt, 1992; Lucas, 2012). Par exemple, deux prédateurs d'une même gilde (groupe d'espèces d'une communauté qui partagent une même ressource) peuvent s'attaquer l'un l'autre (Polis *et al.*, 1989). Elle inclut l'IGP véritable, lorsque la proie est tuée et consommée (IGP au sens strict); la tuerie interspécifique, lorsque la proie est tuée, mais pas consommée; et le risque d'IGP, lorsque la proie est à risque d'être tuée et/ou consommée (Lucas, 2005). L'IGP implique généralement un prédateur intragilde, une proie intragilde et une proie extragilde qui est la ressource partagée (Lucas, 2012). En fait, l'IGP est une forme d'omnivorie trophique dans laquelle un prédateur consomme un autre prédateur avec qui il partage une proie herbivore (Polis *et al.*, 1989; Polis et Holt, 1992; Coll et Guershon, 2002; Arim et Marquet, 2004; Eubanks, 2005; Rosenheim et Harmon, 2006). L'IGP peut être décrite

par son intensité (probabilité d'occurrence), sa direction (mutuelle ou unidirectionnelle) et sa symétrie (dominance ou non d'une espèce) (Lucas, 2012). L'IGP est largement répandue dans les communautés d'agents de lutte biologique (Rosenheim *et al.*, 1995; Janssen *et al.*, 1997; Brodeur et Rosenheim, 2000; Snyder *et al.*, 2004).

Lucas (2005) propose quatre types d'IGP : 1) protectrice, lorsque le prédateur intragilde attaque la proie intragilde afin de se protéger avant une période de haute vulnérabilité; 2) compétitive, lorsque le prédateur intragilde élimine un compétiteur; 3) nutritionnelle, lorsque l'IGP se produit en période de pénuries alimentaires, lorsque les nourritures alternatives sont rares ou la proie intragilde a une plus grande valeur nutritive (Lucas *et al.*, 2009), et 4) opportuniste, lorsque le prédateur choisit sa proie en fonction de sa taille, sans rapport avec la gilde, et que l'IGP est surtout déterminée par le taux de rencontre (Lucas *et al.*, 1998).

L'IGP est très répandue et a été observée chez plusieurs taxons : invertébrés (Polis *et al.*, 1989), poissons (Dion et Whoriskey, 1993), amphibiens (Gustafson, 1993), reptiles (Wright, 1981), oiseaux (Wright, 1981) et mammifères (Laurenson, 1994). Bien que l'IGP implique généralement des espèces zoophages, elle a aussi été observée chez des espèces omnivores (Coll et Izraylevich, 1997).

#### I.2.1.2.2. Importance écologique

L'IGP procure des bénéfices individuels en permettant d'éliminer un compétiteur, en réduisant les risques de prédation, et/ou en apportant des ressources nutritives (Polis *et al.*, 1989; Lucas, 2012), mais elle peut également affecter la distribution, l'abondance et l'évolution des espèces impliquées (Holt et Polis, 1997; Arim et Marquet, 2004), notamment la proie intragilde (Schmidt *et al.*, 1998). Cependant, s'attaquer à un compétiteur peut être risqué car le prédateur intragilde peut être blessé ou peut lui-

même devenir la proie (Polis *et al.*, 1989; Dixon, 2000). La transformation d'une interaction compétitive ou prédateur-proie en une interaction intraguilde peut entraîner des changements dans les conditions d'équilibre de la coexistence des espèces (Pimm et Lawton, 1978; Holt et Polis, 1997; McCann et Hasting, 1997).

Lucas (2012) a établi cinq règles générales concernant l'IGP. Premièrement, l'intensité de l'IGP peut diminuer lorsque la densité de la proie extraguilde augmente (Sengonca et Frings, 1985; Lucas *et al.*, 1998; Schellhorn et Andow, 1999; Hindayana *et al.*, 2001; Yasuda *et al.*, 2004; Gagnon, 2010). Une augmentation de la densité de proies extraguildes peut générer un effet de dilution qui protège les proies intraguildes furtives (Lucas et Brodeur, 2001). Deuxièmement, l'intensité de l'IGP peut augmenter lorsque la densité de la proie intraguilde augmente (Noia *et al.*, 2008), augmentant ainsi la probabilité de rencontre. Les deux premières règles peuvent théoriquement être compensatoires dépendamment de la réponse numérique de la proie intraguilde sur la densité de la proie extraguilde (mais voir Lucas et Rosenheim, 2011). Troisièmement, l'IGP peut être unidirectionnelle (le statut du prédateur et de la proie reste constant) (Polis *et al.*, 1989) et dirigée vers un organisme spécialiste (prédateur, parasitoïde, pathogène) (Lucas *et al.*, 1998; Yasuda et Ohnuma, 1999; Hindayana *et al.*, 2001). Quatrièmement, l'IGP peut être mutuelle (chaque espèce peut attaquer l'autre durant son cycle de vie) (Polis *et al.*, 1989) lorsque deux espèces non-spécialistes sont impliquées (Lucas *et al.*, 1998; Felix et Soares, 2004). Du fait des changements drastiques dans la taille, la mobilité, la vigueur et les capacités de défense durant leur cycle de vie, chaque espèce peut être le prédateur intraguilde ou la proie intraguilde à certains moments (Lucas, 2005). Cinquièmement, l'IGP peut être mutuelle et asymétrique (une espèce est le prédateur significativement plus souvent que l'autre) (Lucas, 2005) en faveur de l'espèce de plus grande taille et qui a généralement plus de succès lors des confrontations (Lucas *et al.*, 1998; Obrycki *et al.*, 1998; Hindayana *et al.*, 2001), mais il peut y avoir des exceptions (Sengonca et Frings, 1985; Lucas *et al.*, 1998; Snyder *et al.*, 2004).



Les interactions intraguildes peuvent également affecter la coexistence et la diversité des espèces (Lucas, 2012). Par exemple, les invasions biologiques ont fortement modifié la structure et la dynamique des assemblages de Coccinellidae (Evans, 1991; Elliott *et al.*, 1996; Horn, 1996; Brown et Miller, 1998; Michaud, 2002; Turnock *et al.*, 2003; Lucas *et al.*, 2007). Les espèces indigènes moins compétitives peuvent alors disparaître complètement de certains écosystèmes (Lucas, 2012). Ainsi, la seule façon de coexister pour la proie intragilde est d'être plus efficace que le prédateur intragilde dans l'exploitation des ressources (Holt et Polis, 1997; Mylius *et al.*, 2001; Arim et Marquet, 2004; Borer *et al.*, 2007). Cependant, si l'espèce invasive est la proie intragilde, alors les interactions intraguildes peuvent empêcher son invasion biologique (Lucas, 2012).

#### I.2.1.2.3. Importance économique

L'IGP peut avoir des conséquences importantes sur les programmes de lutte biologique (Rosenheim *et al.*, 1995; Ehler, 1996). La combinaison de plusieurs ennemis naturels peut affecter la lutte biologique des ravageurs de manière antagoniste (compétition), additive (ni compétition, ni facilitation), ou synergique (facilitation) (Lucas, 2005; Lucas, 2012). Par exemple, Yasuda et Kimura (2001) ont montré que la présence simultanée de deux prédateurs, une espèce d'araignée et une espèce de coccinelle, avait un impact plus faible sur les populations de pucerons que lorsque la coccinelle était seule. Par contre, Weisser (2003) a observé un effet additif des coccinelles et des parasitoïdes dans la lutte contre le puceron du pois. Un effet synergique peut être observé lorsque des pucerons chutent des plants en réponse à l'attaque de coccinelles et qu'ils sont alors plus susceptibles d'être attaqués par des coléoptères du sol (Losey et Denno, 1998).

L'IGP peut également affecter les programmes de lutte biologique inondative car l'ennemi naturel relâché peut attaquer, ou à l'inverse être attaqué par, les autres

prédateurs naturels de sa guildes (Polis et Holt, 1992; Rosenheim *et al.*, 1993, 1995; Lucas, 2012). Enfin, dans les programmes de lutte biologique conservatrice, où les environnements complexes sont favorisés, la proie intragilde peut trouver plus de refuges et ainsi réduire les fréquences de rencontre, comparativement à un environnement plus simple (Fincke et Denno, 2002).

### I.2.2. Hétéroptères et mirides

#### I.2.2.1. Position taxonomique

Le sous-ordre des hétéroptères (mirides et autres punaises) et les « homoptères » (cigales, cicadelles, aleurodes, pucerons, cochenilles) font maintenant partie de l'ordre Hemiptera (Schuh et Slater, 1995; Wheeler, 2001). Les « homoptères » ne sont plus considérés comme un sous-ordre car ce groupe est paraphylétique (Schaefer, 1996). La classification des anciens « homoptères » est controversée (Schuh, 1996), mais les récentes données moléculaires et morphologiques les divise en deux ou trois sous-ordres : Coleorrhyncha (une seule famille primitive, Peloridiidae), Sternorrhyncha (pucerons, cochenilles, aleurodes et psylles) et Auchenorrhyncha (cigales, cicadelles). Cependant, le sous-ordre Auchenorrhyncha est potentiellement paraphylétique (Whitfield et Purcell III, 2012).

Le sous-ordre Heteroptera (punaises) est composé de sept infra-ordres : Nepomorpha, Dipsocoromorpha, Gerromorpha, Enicocephalomorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha et Pentatomorpha (Li *et al.*, 2012), parmi lesquels les Cimicomorpha et les Pentatomorpha contiennent la majorité des espèces d'importance économique (utiles ou néfastes) (Schaefer et Panizzi, 2000). L'infra-ordre Cimicomorpha est monophylétique (Wheeler, 2001) et contient environ 16 familles, dont les deux plus importantes familles en terme de nombre d'espèces (Miridae et Reduviidae), ainsi que les Anthocoridae, les Nabidae et les Cimicidae (Schaefer et Panizzi, 2000). La famille



des Miridae contient huit sous-familles : Bryocorinae, Cyclapinae, Deraecorinae, Isometopinae, Mirinae, Orthotylinae, Phylinae et Psallopinae (Schuh, 1995; Kerzhner et Josifov 1999; Wheeler, 2001), auxquelles on peut éventuellement ajouter la sous-famille Palaucorinae (Gorczyca, 1997). La classification à l'intérieur de la famille est essentiellement basée sur la structure prétarsale, mais elle utilise également d'autres caractères, notamment les organes génitaux mâles pour séparer les Orthotylinae des Phylinae (Schuh, 1974, 1976).

#### I.2.2.2. Diversité et répartition

Il existe actuellement environ 37 000 espèces décrites d'hétéroptères, et probablement 25 000 espèces non décrites (Schaefer et Panizzi, 2000). La famille des Miridae est la plus grande famille de ce sous-ordre avec environ 10 000 espèces décrites (20 000 espèces estimées), représentant environ le tiers des espèces d'hétéroptères décrites (Schuh, 1995; Wheeler, 2000a). Parmi les Miridae, il existe environ 1 400 genres, dont le plus grand, *Phytocoris* spp., contient plus de 650 espèces (Schuh et Slater, 1995; Wheeler, 2001).

Les mirides sont présents dans les habitats terrestres et semi-aquatiques de toutes les grandes régions du globe et jusqu'à une altitude d'environ 5 400 m (Wheeler, 2001). Ils sont souvent très abondants sur les plantes annuelles et pérennes des régions tempérées et tropicales (Wheeler, 2001). Leur répartition a également été influencée par les activités humaines, telles que les systèmes de monocultures et l'exportation des plantes ligneuses (Wheeler et Henry, 1992; Yasunaga *et al.*, 1999).

#### I.2.2.3. Succès écologique

Les hétéroptères, incluant les mirides, peuvent être considérés comme un groupe à fort succès écologique, en terme de leur diversité, de leur aire de répartition, et de leur

densité (Goodchild, 1966; Schuh et Slater, 1995; Wheeler, 2001). Certains mirides sont capables de vivre comme commensaux sur les toiles d'araignées et d'autres se spécialisent sur les plantes à poils glandulaires ou carnivores (Wheeler, 2001). Les mirides montrent une grande diversité morphologique, une plasticité trophique remarquable, et jouent un rôle clé dans les systèmes naturels et les agroécosystèmes, à la fois en tant qu'herbivores et en tant que prédateurs (Wheeler, 2001). En effet, certains phytozoophages, tel que *Lygus lineolaris* (Palisot) (Hemiptera : Miridae), peuvent compléter leur développement sur une diète végétale ou une diète animale (Naranjo et Gibson, 1996). A l'inverse, chez certains zoophytophages, la phytophagie peut remplacer la zoophagie (Ghavami, 1997). Cependant, les variations dans la qualité des ressources végétale ou animale peuvent affecter les caractéristiques du cycle vital et les dynamiques de populations (Eubanks et Denno, 1999).

D'autres causes du succès écologique des hétéroptères et des mirides se rapportent à leurs interactions avec les plantes, leur petite taille, leur habilité à détoxifier les métabolites secondaires, la poïkilothermie, et la possession d'un exosquelette sclérifié (Bernays, 1982). Des adaptations et des modifications, telles qu'une oviposition endophyte et une digestion extraorale, permettent également aux mirides de faire face aux problèmes rencontrés par les phytophages (dessiccation, attachement, et nutrition); c'est-à-dire surmonter les défenses de l'hôte et obtenir une alimentation adéquate des tissus composés de glucides (Wheeler, 2000a).

Malgré le fait que les capacités de vol actif semblent limitées chez les hétéroptères (Southwood, 1960), la vicariance pourrait expliquer la distribution et la colonisation de la plupart des mirides (Schuh et Stonedahl, 1986).

#### I.2.2.4. Habitudes alimentaires

De nombreux hétéroptères, dont les mirides, sont bien adaptés à chevaucher les niches alimentaires phytophages et zoophages (Rastogi, 1962; Slater et Carayon, 1963; Ridgway et Jones, 1968; Tamaki et Weeks, 1972; Bryan *et al.*, 1976; Wheeler, 1976; Cobben, 1978; Braimah *et al.*, 1982; Cohen, 2000). Ces omnivores possèdent à la fois des enzymes digestives de phytophages (pectinases et amylases) et des enzymes digestives de zoophages (protéinases et phospholipases) (Cohen, 1996, 1998b; Castane *et al.*, 2011). La classification des mirides comme zoophytophages et phytozoophages est souvent subjective (Wiedenmann et Wilson, 1996) car le terme utilisé reflète la perception de l'observateur (écologiste, agronome) plutôt que la proportion réelle de ressources consommées. Leur caractérisation comme majoritairement phytophages, avec seulement quelques espèces prédatrices, ignore la prévalence de l'omnivorie et des changements trophiques dans cette famille (Cohen, 1996). Les mirides peuvent donc brouiller les définitions de ravageur et d'organisme utile, définies par les organismes de réglementation (Ramsay, 1973). En fait, ils peuvent potentiellement être placés dans six des neuf guildes reconnues par Kirchner (1977) : consommateurs de tissus végétaux, consommateurs de pollen et de nectar, consommateurs de graines, prédateurs, omnivores, et charognards.

Il est maintenant évident que la famille des Miridae contient une relativement grande proportion d'omnivores. Cependant, il existe des différences entre les sous-familles (Figure I.1) (classées de la plus ancestrale à la plus récente) : Isometopinae (exclusivement zoophages), Cyclapinae (zoophages et mycophages), Psallopinae (inconnu), Orthotylinae (majoritairement phytophages), Phylinae (zoophages et phytophages), Mirinae (majoritairement phytophages), Deraecorinae (majoritairement zoophages) et Bryocorinae (majoritairement phytophages) (Leston, 1961; Schuh, 1976), mais la monophylie des taxons n'est pas toujours connue et vérifiée (Wheeler, 2001).

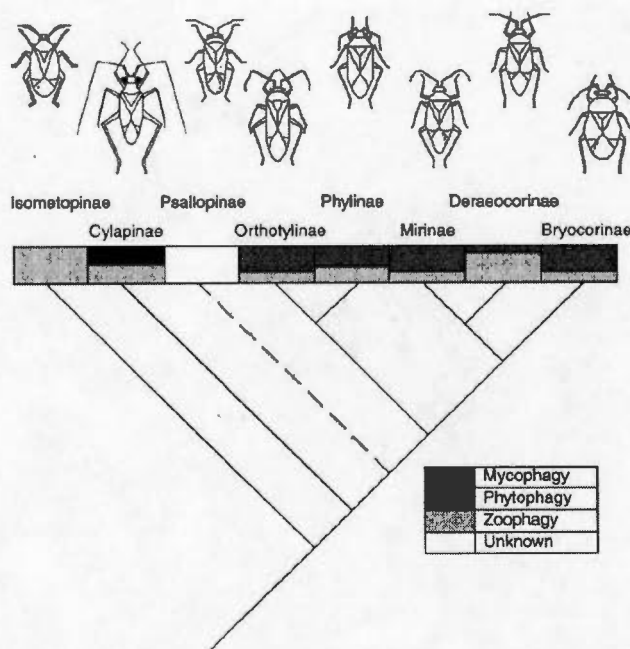


Figure I.1. Cladogramme présentant les relations entre les sous-familles de Miridae (Schuh, 1976) et montrant les habitudes alimentaires, ainsi que l'estimation de leur proportion relative (tiré de Wheeler, 2001).

La plupart des mirides sont oligophages et se retrouvent sur une seule famille, ou quelques familles apparentées, de plantes hôtes (Wheeler, 2000a). Quelques mirides sont monophages et se développent sur une seule espèce de plante hôte (Wheeler, 2001). Cependant, certaines espèces polyphages, telles que certaines espèces de *Lygus* spp. se nourrissent sur plus de 100 plantes hôtes (Scott, 1977; Young, 1986; Hori et Hanada, 1970; Holopainen, 1989; Holopainen et Varis, 1991). Les mirides phytophages exploitent souvent le mésophylle riche en nutriments, les méristèmes apicaux ou le pollen (Wheeler, 2000a). Ils se nourrissent du contenu liquéfié des cellules plutôt que de la sève des plantes, ce qui est souvent erroné dans la littérature (Wheeler, 2000a). En fait, les mirides utilisent la digestion extra-orale qui intègre des adaptations morphologiques (stylets flexibles), comportementales (lacération) et

biochimiques (enzymes) qui résultent en l'utilisation efficace de ressources animales et végétales riches en nutriments (Cohen, 1998a; Wheeler, 2001).

#### I.2.2.5. Habitudes alimentaires ancestrales et leur évolution

Les plus vieux fossiles d'Heteroptera datent du Trias (Labandeira et Sepkoski, 1993), ceux de Cimicomorpha du Jurassique (Popov, 1981; Strong *et al.*, 1984) et ceux de Miridae du Jurassique supérieur (Kukalova-Peck, 1991; Wheeler, 2001). Les premières études considéraient plutôt les hétéroptères comme ancestralement phytophages (Myers et China, 1929; China, 1933; Drake et Davis, 1960; Goodchild, 1966; Miles, 1972; Sweet, 1979). Cependant, le caractère ancestral de la zoophagie a été confirmé par des données morphologiques et moléculaires et est maintenant bien accepté (Cobben, 1968, 1978, 1979; Kerzhner, 1981; Schaefer, 1981, 1997; Schuh, 1986; Mitter *et al.*, 1988; Stonedahl et Dolling, 1991; Wheeler *et al.*, 1993; Schuh et Slater, 1995; Wheeler, 2001). La phytophagie, qui a donc évolué secondairement, a permis la radiation évolutive et la diversification des hétéroptères et a contribué à leur succès écologique (Cobben, 1978). La phytophagie aurait évolué au moins deux fois parmi les Heteroptera : chez les Pentatomorpha et chez leur groupe frère, les Cimicomorpha (Wheeler, 2001). Les sous-familles Mirinae, Orthotylinae et Deraeocorinae ont commencé à diverger au Jurassique supérieur, lorsque les angiospermes sont devenues les plantes dominantes (Jung et Lee, 2012), avec des transitions entre la phytophagie, la zoophagie et la polyphagie.

La plupart des entomologistes acceptent l'hypothèse de Goodchild (1952, 1966) selon laquelle la zoophagie est ancestrale chez les Miridae et qui est supportée par : 1) la morphologie car leur mode d'alimentation ressemble à celui des hétéroptères prédateurs (Miles, 1972; Schaefer, 1981); 2) la physiologie car ils possèdent plus de puissantes enzymes salivaires (et de venin) que les Pentatomorpha (Cohen, 1996); 3) la phylogénie des mirides car les Isometopinae (sous-famille la plus primitive) sont

exclusivement prédateurs (Figure I.1); et 4) la phylogénie des Cimicomorpha car la phytophagie est un caractère dérivé dans ce sous-ordre (Schuh et Stys, 1991; Schuh et Slater, 1995). Selon Schaefer (1981), certains Cimicomorpha ont conservé la prédation active comme mode de vie, alors que d'autres sont devenus des prédateurs non agressifs (proies sessiles ou léthargiques) et la plupart ont alors évolué en phytophages. Les mirides sont évolutivement labiles et la phytophagie serait apparue au moins cinq fois (Schuh, 1976) et probablement plus d'une fois dans chaque sous-famille (Wheeler, 2001).

Cependant, les deux premiers points supportant la zoophagie sont basés sur des interprétations non cladistiques de la phylogénie des mirides, ce qui complique la reconstruction des habitudes alimentaires ancestrales des Miridae (Wheeler, 2001). De plus, les plus récentes études phylogénétiques suggèrent que l'ancêtre commun des mirides aurait pu être phytophage (Schuh *et al.*, 2009; Jung et Lee, 2012), notamment du fait que la place des Isometopinae comme primitive est ambiguë. Des études plus anciennes considéraient la phytophagie comme ancestrale chez les Miridae car il s'agit du caractère dominant de la famille et à cause de la similarité de piquer/sucer une proie ou une plante (China, 1933; Miller, 1971). Selon Wheeler (2001), les habitudes trophiques des Miridae doivent être considérées espèce par espèce, plutôt que comme une caractéristique d'un niveau taxonomique supérieur, car les mirides sont généralement considérés comme opportunistes (prédateurs facultatifs) et que les taxons actuels sont omnivores. Ainsi, pour déduire l'habitude alimentaire ancestrale des mirides avec plus de certitudes, il est nécessaire de 1) déterminer les habitudes alimentaires au niveau de l'espèce plus précisément, et 2) définir la phylogénie des taxons supérieurs avec plus de certitudes, notamment les relations phylogénétiques des familles cimicomorphes (Jung et Lee, 2012).



#### I.2.2.6. Digestion extra-orale (alimentation solide-à-liquide)

Contrairement aux affirmations fréquentes d'une alimentation strictement liquide (hémolymphe), les prédateurs hétéroptères se nourrissent principalement du matériel solide de leur proie, et ne se limitent pas à l'ingestion des fluides corporels (Cohen, 2000). En effet, les structures du système digestif des hétéroptères ne sont pas adaptées à une alimentation liquide exclusive (Cohen, 2000). Leur système digestif est composé de tubes droits sans la complexité des conduits qui caractérise les consommateurs de sève tels que les pucerons, cocciformes et cicadelles (Goodchild, 1966; Cohen, 1998b). Le second argument est que l'hémolymphe contient 12-32 fois moins de protéines, 15-50 fois moins de lipides et environ 19 fois moins de cholestérol que les tissus (Cohen et Patana, 1984, 1985; Cohen, 1998a) et ils peuvent alors consommer moins de proies que si ils consommaient de l'hémolymphe.

Tous les hétéroptères pratiquant la zoophagie possèdent une paire de glandes principales, chacune consistant en un lobe antérieur (production du boudin salivaire), ainsi qu'un lobe postérieur qui secrète les enzymes digestives (Miles, 1972; Cohen, 1993, 1998b). Chez les mirides, qui ne secrètent pas de boudins (« salivary flange »), un lobe antérieur est présent, mais sa fonction est inconnue (Cohen, 1998b). Tous les hétéroptères prédateurs possèdent également une paire de glandes accessoires nécessaires au recyclage de l'eau durant tout le processus d'alimentation : l'eau doit en effet transiter à intervalles répétés, de l'intestin vers les glandes salivaires principales, pour ensuite aller dans la proie, et revenir à nouveau dans l'intestin (Cohen, 2000).

Les hétéroptères insèrent leurs stylets à l'intérieur de leur proie, injectent du venin et des enzymes digestives, et déchirent mécaniquement la proie avec la dentition des stylets mandibulaires. La dentition varie d'une espèce à l'autre : en dents de scie très régulière chez les Reduviidae, sous forme de harpon barbelé et recourbé chez les Pentatomidae (Asopinae), ou les deux chez les Geocoridae (Cohen, 2000). Les mirides ont des stylets maxillaires intermédiaires entre ceux des zoophages fortement dentés et

ceux des phytophages plutôt lisses (Cobben, 1978). Ils utilisent leurs stylets maxillaires, qui contiennent un canal alimentaire et un canal salivaire, pour injecter des sécrétions salivaires qui liquéfient les tissus de la proie pendant le processus d'alimentation solide-à-liquide (Nuorteva, 1958; Miles, 1972; Cohen, 1998a). Le faisceau de stylets possède une flexibilité et une activité phénoménales, lui permettant d'être projeté dans la proie afin d'atteindre chaque recoin (Cohen, 2000).

Le processus de liquéfaction/macération de la digestion extra-orale est également utilisé chez de nombreux hétéroptères phytophages (Cohen, 1998a). Au contraire de nombreux hémiptères (Auchenorrhyncha et Sternorrhyncha) qui se nourrissent strictement de liquides (xylème et phloème des plantes), aucun hétéroptère prédateur n'est connu pour se nourrir exclusivement de liquide (Cohen, 2000). Beaucoup d'hétéroptères phytophages qui sont déclarés comme des consommateurs stricts de liquides sont en fait des consommateurs solide-à-liquide. Par exemple, on dit souvent que les punaises du genre *Lygus* spp. se nourrissent de sucs cellulaires ou des fluides des faisceaux vasculaires (xylème et phloème), mais en réalité elles se nourrissent des cellules du mésophylle et des fruits (Cohen, 2000).

Le processus d'alimentation chez les hétéroptères prédateurs suit donc les étapes suivantes (Cohen, 2000). Premièrement, la proie est affaiblie par du venin, une action mécanique, ou les deux (Edwards, 1961; Cohen, 1996). Ensuite, une partie de l'hémolymph de la proie est aspirée par le canal alimentaire. L'eau de l'hémolymph est alors recyclée de l'intestin, vers la glande salivaire accessoire, puis vers les glandes salivaires principales. Des enzymes sont ajoutées à l'eau, pour donner la salive aqueuse (Miles, 1972), qui est injectée dans la proie par le canal salivaire pour effectuer une liquéfaction des parties solides. La suspension liquéfiée est ensuite aspirée par le canal alimentaire et transportée jusqu'à l'intestin. Une fois dans l'intestin, l'eau de la proie liquéfiée est à nouveau recyclée via la glande accessoire. Ce processus est répété jusqu'à ce que la proie soit vidée de la quasi-totalité de son contenu digérable ou jusqu'à ce que le prédateur soit rassasié.

Beaucoup d'hétéroptères (Pentatomorpha et certains Cimicomorpha) produisent un boudin salivaire (« salivary flange ») sur la cuticule de la proie, afin de servir de pivot pour les mouvements du stylet à l'intérieur de la proie (Cohen, 1990, 1996, 1998b). Les mirides, qui ne produisent pas de boudin salivaire, utilisent leurs stylets mandibulaires pour stabiliser le labium et permettre aux stylets maxillaires de bouger à l'intérieur du corps de la proie (Cobben, 1978).

Ce système d'alimentation extra-orale peut être considéré comme un des appareils alimentaires les plus sophistiqués, spécialisés et élaborés parmi le règne animal (Cohen, 2000).

#### I.2.2.7. Prédation

Il est tentant de supposer qu'un prédateur qui consomme des liquides très dilués (hémolymphe), pauvres en éléments nutritifs, va tuer autant de proies possibles qu'il va pouvoir en capturer (Cohen et Tang, 1997). Cependant, les prédateurs hétéroptères font de la digestion extra-orale et sont donc adaptés à consommer de grandes proies (Cohen, 2000) et ils ont tendance à choisir des grandes proies plutôt que des petites en situation de choix (Cohen, 1998a). Plusieurs espèces d'hétéroptères montrent une réponse fonctionnelle de type II classique quand ils sont confrontés à de petites proies (Cohen et Byrne, 1992; Cohen 1998a).

Parmi les arthropodes prédateurs, les chercheurs ont eu tendance à mettre l'accent sur des groupes tels que les Phytoseiidae, Chrysopidae, ou Coccinellidae et à négliger les hétéroptères (Coll et Ruberson, 1998b). Parmi les hétéroptères prédateurs, les Miridae ont été moins étudiés que les Anthocoridae, Geocoridae, et Pentatomidae (Asopinae), qui semblent morphologiquement plus spécialisés dans la capture des proies (Myers, 1927; Kiritshenko, 1951; Wheeler, 2000b). Cependant, certains mirides sont des prédateurs spécialisés des Tingidae ou des thrips, et certains autres se

spécialisent sur les cochenilles (Wheeler, 2000b). De plus, la prédation des mirides sur les œufs d'arthropodes, les chenilles néonates, et les premiers stades d'autres arthropodes peuvent représenter des contributions importantes à la suppression des ravageurs (Yeargan, 1998). Ainsi, même les mirides qui sont considérés comme des ravageurs importants peuvent être bénéfiques sous certaines conditions et ils peuvent également contribuer à la lutte naturelle des ravageurs (Wheeler, 2000b; Chouinard *et al.*, 2015).

Cependant, l'impact des prédateurs piqueur-suceurs sur les populations de proies est plus difficile à quantifier que celui des broyeurs, ce qui entrave leur appréciation comme prédateur (Greenstone et Morgan, 1989; Hagler et Naranjo, 1994; Wheeler, 2001). Un des intérêts des prédateurs généralistes est que l'omnivorie les aide à persister pendant les périodes de rareté des proies (Wheeler, 2000b). En Europe, dans la région méditerranéenne, les mirides prédateurs ont été incorporés dans des programmes de gestion des thrips et des aleurodes dans certaines cultures en serres et en champs (Alomar et Albajes, 1996; Alomar *et al.*, 1990; Malausa et Trottin-Caudal, 1996).

Les mirides sont généralement très mobiles, ce qui peut fortement réduire les interactions intraguildes, aussi bien que leurs observations (Lucas, 2012). Cependant, de l'IGP asymétrique a été observée entre *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera : Coccinellidae) et *Hyaliodes vitripennis* (Say) (Hemiptera : Miridae), en faveur de la coccinelle (Provost *et al.*, 2005) et l'intensité de l'IGP était réduite en présence de proies extraguildes peu mobiles (acariens phytophages). Les mirides omnivores sont souvent plus efficaces sur de petites proies sessiles, mais *Macrolophus caliginosus* Wagner (Hemiptera : Miridae) était plus vulnérable à la prédation par des larves de syrphes dans une arène sans plante (Fréchette *et al.*, 2007). En étudiant deux espèces de mirides zoophytophages en culture de tomates, Lucas et Alomar (2001) ont montré que la proie intragilde était une ressource de haute qualité pour le prédateur intragilde. Des interactions intraguildes peuvent se produire entre *Macrolophus*

*pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera : Miridae) et *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera : Miridae) mais les interactions ne sont pas fortes (Perdikis *et al.*, 2014).

#### I.2.2.8. Importance agricole

Le statut (néfaste ou bénéfique) des mirides dépend de la culture, du lieu, de la saison, du cultivar et du stade de croissance, de la disponibilité de proies ou de sources de nourriture alternatives (nectar et pollen) et de l'application de pesticides (Wheeler, 2001). Peu d'autres familles contiennent des espèces qui montrent une grande plasticité phénotypique et qui peuvent être 1) des ravageurs majeurs des cultures; 2) potentiellement utilisés dans la lutte biologique contre les mauvaises herbes; 3) des prédateurs clés dans certains agro-écosystèmes; 4) utilisés avec succès dans la lutte biologique contre les ravageurs des cultures; et 5) des prédateurs néfastes pouvant nuire à l'utilité des herbivores relâchés pour la lutte aux mauvaises herbes et réduire l'efficacité de certains parasitoïdes (Wheeler, 2001).

Les entomologistes et les producteurs agricoles peuvent facilement sous-estimer l'importance des mirides en tant que ravageurs. Les dommages peuvent initialement passer inaperçus (certaines plantes hôtes restent asymptomatiques) et devenir visibles seulement lorsque la croissance de la plante intensifie les symptômes (Putschkov, 1966; Becker, 1974). De plus, les adultes se dispersent facilement sur d'autres plantes et ceux de certaines espèces univoltines meurent au moment où les dégâts sont détectés, compliquant le diagnostic du problème (Wheeler, 2000a). Les symptômes de l'alimentation des mirides peuvent également être confondus avec ceux causés par d'autres arthropodes ravageurs, de mauvaises conditions climatiques (sécheresse, gel, grêle, hautes températures), une pollinisation insuffisante, des blessures mécaniques, des carences ou excès en éléments nutritifs, la pollution ou des phytopathogènes (Wheeler, 2001).



Les symptômes de nutrition dans la famille des Miridae sont probablement plus diversifiés que ceux de toute autre famille d'hétéroptères (Wheeler, 2000a). Les symptômes varient de lésions locales aux sites d'alimentation à des effets systémiques tels que des troubles de croissance et de différenciation (Wheeler, 2000a). Un des effets les plus familiers de la nutrition des mirides est la chlorose, dont les symptômes ressemblent superficiellement à ceux causés par les Tingidae, les acariens phytophages, ou certaines cicadelles se nourrissant du mésophylle (Wheeler, 2000a). D'autres symptômes communs de la nutrition des mirides sont la destruction de nouvelles pousses, les lésions suite aux piqûres, les déformations, l'abscission des fruits, le froissement foliaire, les chancres et les balais de sorcières (Wheeler, 2000a). Des effets plus subtils de la nutrition des mirides, qui peuvent être facilement mal diagnostiqués, sont le flétrissement des feuilles, le dépérissement des tiges, l'épaississement des feuilles et des tiges, des fleurs sous-développées et des taux de croissance retardés (Wheeler, 2001). Les mirides font partie des causes importantes de coulure des herbacées, une condition caractérisée par des apex argentés qui apparaissent matures mais avec des fleurs essentiellement stériles et peu de graines viables (Peterson et Vea, 1969, 1971; Gagné *et al.*, 1984; Wheeler, 2001). Dans les cultures fruitières, les dommages des mirides peuvent rendre les fruits invendables, leur alimentation sur les fleurs peut résulter en un échec de mise à fruit ou l'abscission des jeunes fruits, et leurs lésions peuvent également permettre à des champignons d'envahir et d'intensifier les dommages sur les fruits (Wheeler, 2000a).

Les mirides peuvent causer des dommages dans de nombreuses cultures du globe (Tableau I.1) et ils peuvent également compromettre l'aspect esthétique des herbacées, arbustes et arbres ornementaux (Conti et Bin, 2001; Wheeler, 2000a, 2001; Haye *et al.*, 2006; Castane *et al.*, 2011).

Tableau I.1. Principales cultures dans lesquelles des dommages occasionnés par des Miridae ont été rapportés (Conti et Bin, 2001; Wheeler, 2000a, 2001; Haye *et al.*, 2006; Castane *et al.*, 2011).



Famille	Espèce	Nom commun
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Noix de cajou
	<i>Mangifera indica</i> L.	Mangue
	<i>Pistacia vera</i> L.	Pistache
Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i> L.	Houblon
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i> L.	Betterave
Cucurbitaceae	<i>Cucumis melo</i> L.	Melon
	<i>Cucumis sativus</i> L.	Concombre
	<i>Cucurbita pepo</i> L.	Courgette
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i> L.	Luzerne
	<i>Trifolium repens</i> L.	Trèfle blanc
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Avocat
Liliaceae	<i>Asparagus officinalis</i> L.	Asperge
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	Coton
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	Goyave
Nelumbonaceae	<i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn.	Lotus
Oleaceae	<i>Olea europaea</i> L.	Olive
Poaceae	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Dactyle aggloméré
	<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	Sorgho
Rosaceae	<i>Fragaria x ananassa</i> Duchesne	Fraise
	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Pomme
	<i>Pyrus communis</i> L.	Poire
	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Pêche
	<i>Prunus persica</i> var. <i>nucipersica</i> (Borkh.) Schneid.	Nectarine
	<i>Rubus fruticosus</i> L.	Mûre
	<i>Rubus idaeus</i> L.	Framboise
Rubiaceae	<i>Coffea</i> sp. L.	Café
Rutaceae	<i>Citrus</i> sp. L.	Agrumes
	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm. F.	Citron
	<i>Citrus maxima</i> (Burm. F.) Merr.	Pamplemousse
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	Orange
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L.	Poivron
	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Tomate
	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Pomme de terre
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i> L.	Cacao
Theaceae	<i>Camellia sinensis</i> (L.) Kuntze	Thé
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	Raisin

### I.2.3. Système biologique

#### I.2.3.1. Vergers de pommiers

Au Canada, la culture de la pomme est économiquement importante : elle a rapporté 160 469 000 \$ (valeur à la ferme) pour une production annuelle de 390 362 tonnes répartie sur 17 619 ha de zones cultivées en 2011 (Statistique Canada, 2012). Les principales provinces canadiennes produisant des pommes en 2011 sont l'Ontario (146 028 000 t), le Québec (109 591 000 t), la Colombie-Britannique (96 614 000 t) et la Nouvelle-Écosse (33 730 000 t) (Statistique Canada, 2012).

Au Québec, l'industrie pomicole a mis en place la production fruitière intégrée (PFI) qui favorise l'adoption de bonnes pratiques agricoles visant à produire des fruits de qualité dans le respect de l'environnement, de la santé et de la sécurité des citoyens, tout en favorisant la durabilité des entreprises (Chouinard *et al.*, 2015). L'utilisation des pesticides en vergers de pommiers est inévitable afin de maintenir les populations de ravageurs sous les seuils économiques de dommages, mais la PFI permet d'en utiliser moins et plus efficacement. La complexité des interactions, tel que l'omnivorie et l'IGP, entre les ravageurs, les prédateurs, les proies alternatives et les ressources végétales, complique la gestion antiparasitaire.

De nombreuses espèces d'arthropodes sont considérées comme des ravageurs en vergers de pommiers, les plus importants faisant partie des ordres suivants : Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Thysanoptera et Acari (Chouinard *et al.*, 2015).

Parmi les arthropodes bénéfiques en vergers de pommiers au Québec, on retrouve des espèces prédatrices et parasitoïdes parmi plusieurs ordres et familles : Acari (Phytoseiidae et Stigmateidae), Araneae, Coleoptera (Coccinellidae), Dermaptera (Forficulidae), Diptera (Cecidomyiidae, Syrphidae, Tachinidae), Hemiptera (Anthocoridae, Miridae, Nabidae, Reduviidae), Hymenoptera (Aphelinidae,

Braconidae, Eulophidae, Ichneumonidae, Trichogrammatidae), Neuroptera (Chrysopidae et Hemerobiidae) et Thysanoptera (Phlaeothripidae) (Chouinard *et al.*, 2015).

### I.2.3.2. La punaise de la molène

#### I.2.3.2.1. Répartition

La punaise de la molène, *C. verbasci*, de la sous-famille des Phylinae, est une espèce holarctique native d'Asie et d'Europe centrale et méridionale (Thistlewood et Smith, 1996). *Campylomma nicolasi* Puton et Reuter est un synonyme de *C. verbasci* (Wheeler, 2000a). En Amérique du Nord, *C. verbasci* aurait été introduite accidentellement avec le matériel de pépinière (Wheeler et Henry, 1992). Des déplacements depuis les arbres fruitiers infestés de l'Est pourraient avoir contribué à sa propagation vers l'Ouest (Smith, 1991). Au Canada, on retrouve la punaise de la molène au Nouveau-Brunswick, en Nouvelle-Écosse, en Ontario, en Colombie-Britannique et au Québec (Kelton, 1982). Elle est commune sur les plants de molène, *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae), mais elle est presque absente dans les états du Midwest américains et les provinces canadiennes des prairies (Knight, 1968; Kelton, 1980, 1982) où les plants de molène sont rares (Gross et Werner, 1978).

#### I.2.3.2.2. Cycle de vie et développement

La punaise de la molène a un développement paurométabole, incluant cinq stades larvaires entre l'œuf et l'adulte (Figure I.2) (Wheeler, 2000a). Les larves, petites (0,5 à 2,5 mm) et très mobiles, ont une coloration vert-pâle, des taches noires sur les pattes et des yeux rouges (Leonard, 1915; Collyer, 1953). Les adultes mesurent 3 mm de longueur et ils ont une coloration vert-pâle ou brun avec des taches noires sur les pattes (Leonard, 1915).

*Campylomma verbasci* est bivoltine en Europe (Southwood et Leston, 1959; Niemczyk, 1978) et peut avoir deux, trois, ou occasionnellement quatre générations au Canada (Thistlewood et Smith, 1996). Elle passe l'hiver au stade œuf sous les lenticelles des jeunes tiges de Rosaceae (McMullen et Jong, 1970; Thistlewood *et al.*, 1990) et les œufs sont souvent pondus proches des futurs bouquets floraux (Smith, 1989). L'éclosion de la première génération coïncide généralement avec la floraison des pommiers et poiriers (Boivin et Stewart, 1982a; Thistlewood *et al.*, 1990). En laboratoire, les œufs éclosent en une moyenne de 7 jours à 27°C ou 13 jours à 20°C (Smith et Borden, 1991). Le temps de développement complet des cinq stades larvaires nécessite 16 jours à 23°C (Niemczyk, 1978), 21 jours à 22°C (Smith et Borden, 1991), et 23 jours à 21°C (McMullen et Jong, 1970). Les larves de première génération vivent principalement regroupées à l'intérieur des bouquets floraux (Lord, 1965; Niemczyk, 1978; Boivin et Stewart, 1983c; Jonsson, 1983, 1985; Thistlewood et McMullen, 1989) et souvent à proximité des amas de feuilles et d'excréments laissés par les larves de lépidoptères et autres petits arthropodes (Thistlewood et McMullen, 1989). Les jeunes stades ne se développent généralement pas sans accès à des acariens, des psylles, ou d'autres petites proies arthropodes (McMullen et Jong, 1970; Niemczyk, 1978; Smith, 1991). Selon Niemczyk (1978), la consommation de proies est obligatoire, notamment pour les jeunes stades, mais seulement en faible quantité comparativement aux ressources végétales (tissus, pollen, nectar). Cependant, McMullen et Jong (1970) ont trouvé que le développement était plus lent et la fécondité diminuée en absence de proies. De plus, le pollen peut être un substitut à une diète animale (Bartlett, 1996).

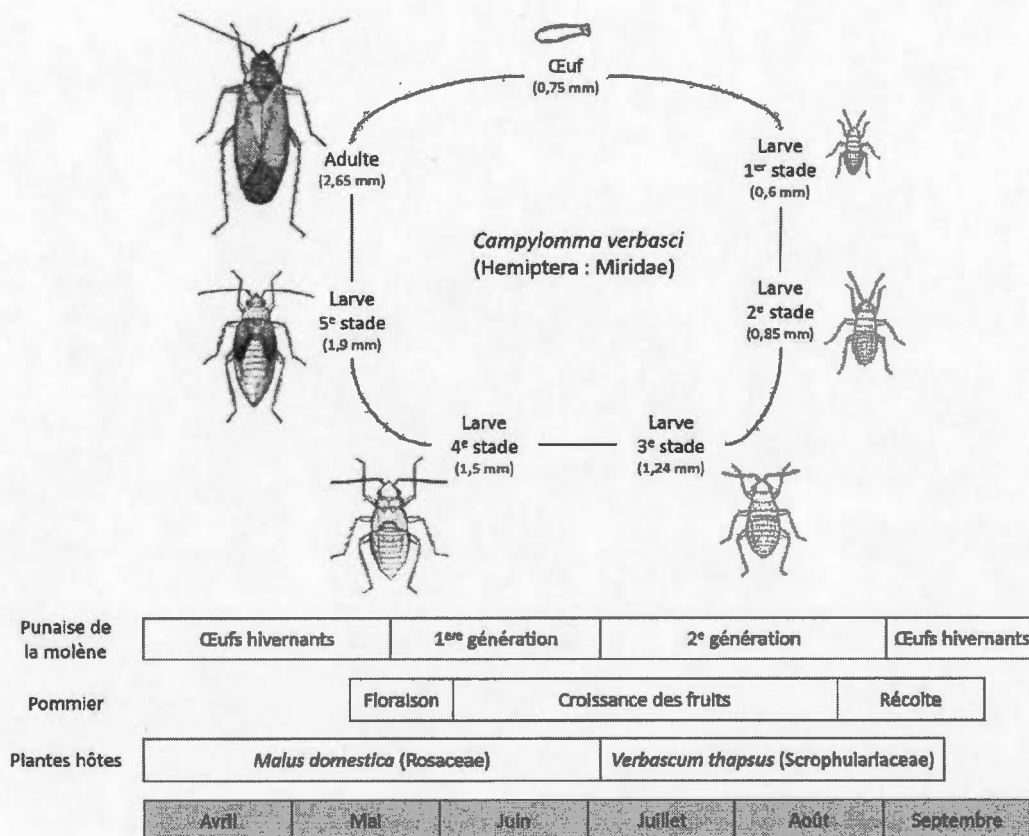


Figure I.2. Cycle de vie de la punaise de la molène au Québec (schémas des stades tirés de Leonard, 1915).

Au Canada, la plupart des adultes de la première génération apparaissent en juin et se dispersent alors vers des plantes herbacées; la seconde génération est très peu présente sur les pommiers (Thistlewood et Smith, 1996). Les femelles élevées en laboratoire vivent environ 17 jours avec une fécondité moyenne de 37 œufs à 25°C (Smith et Borden, 1991). Par contre, la longévité des adultes à 23°C est de 25 jours et la fécondité moyenne des femelles de seulement 10 œufs (Niemczyk, 1978). Après la ou les générations estivales passées sur des plantes herbacées, les adultes retournent sur les

arbres fruitiers pendant les mois d'août et septembre, et les œufs hivernants sont déposés en septembre et octobre (Thistlewood et Smith 1996).

#### I.2.3.2.3. Plantes hôtes

Les plantes hôtes de la première génération de la punaise de la molène sont généralement des arbres et arbustes ligneux de la famille des Rosaceae (Tableau I.2) (McMullen and Jong, 1970; Thistlewood *et al.*, 1990; Thistlewood and Smith, 1996). La molène, *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae), est l'hôte principal de la seconde génération et plusieurs centaines de punaises de la molène peuvent se trouver sur un seul plant (Boivin et Stewart, 1983a; Thistlewood, 1986). Sur la molène, *C. verbasci* se nourrit en piquant les tiges (Thistlewood, 1986) provoquant l'apparition de petites verrues liégeuses. Thistlewood (1986) a observé que le nombre de *C. verbasci* était corrélé à la hauteur et au diamètre du plant, ainsi qu'au nombre de fleurs. En fait, de nombreuses plantes peuvent être des hôtes de la punaise de la molène (Tableau I.2), ainsi que de nombreux jeunes arbres dans les pépinières (Leonard, 1915; Gilliatt, 1935; Pickett, 1938; Knight, 1941; Lord, 1971; McMullen et Jong, 1970; Acquafresca et Newton, 1986; Thistlewood *et al.*, 1989a; Thistlewood *et al.*, 1990; Arnoldi *et al.*, 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk *et al.*, 1997).

Tableau I.2. Plantes hôtes sur lesquelles la punaise de la molène a été observée (Leonard, 1915; Gilliatt, 1935; Pickett, 1938; Knight, 1941; Lord, 1971; McMullen et Jong, 1970; Acquafresca et Newton, 1986; Thistlewood *et al.*, 1989a; Thistlewood *et al.*, 1990; Arnoldi *et al.*, 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk *et al.*, 1997).

Famille	Espèce	Nom commun
Anacardiaceae	<i>Rhus typhina</i> L.	Sumac vinaigrier
Asteraceae	<i>Carduus</i> spp. L.	Chardons
	<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	Centaurée diffuse



	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Cirse des champs
	<i>Taraxacum</i> sp. Wigg	Pissenlit
Boraginaceae	<i>Echium</i> spp. L.	Vipérines
Brassicaceae	<i>Brassica nigra</i> (L.) Koch	Moutarde noire
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i> L.	Betterave
Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i> spp. L.	Ipomées
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	Haricot *
	<i>Trifolium</i> spp. L.	Trèfles
	<i>Vicia americana</i> Muhl.	Vesce d'Amérique
Fagaceae	<i>Quercus robur</i> L.	Chêne pédonculé
Lamiaceae	<i>Nepeta cataria</i> L.	Cataire *
	<i>Stachys byzantina</i> Koch	Épiaire laineuse *
	<i>Stachys palustris</i> L.	Épiaire des marais
Malvaceae	<i>Alcea rosea</i> L.	Rose trémière
Oleaceae	<i>Ligustrum</i> sp. L.	Troène
Onagraceae	<i>Oenothera</i> sp. L.	Cénothère*
Poaceae	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Orge
	<i>Triticum</i> spp. L.	Blé
	<i>Zea mays</i> L.	Maïs sucré
Rosaceae	<i>Amelanchier alnifolia</i> (Nutt.) Nutt.	Amélanchier à feuilles d'aulne *
	<i>Amelanchier canadensis</i> (L.) Medik.	Amélanchier du Canada *
	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Pommier *
	<i>Pyrus communis</i> L.	Poirier *
	<i>Rosa canina</i> L.	Églantier *
	<i>Rubus</i> spp. L.	Ronces *
Scrophulariaceae	<i>Verbascum thapsus</i> L.	Molène *
Solanaceae	<i>Solanum melongena</i> L.	Aubergine *
	<i>Solanum nigrum</i> L.	Morelle noire
	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Pomme de terre *
Verbenaceae	<i>Verbena bracteata</i> Lag. et Rodr.	Verveine prostrée
	<i>Verbena stricta</i> Vent.	Verveine veloutée
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	Vigne

Remarque : *C. verbasco* s'est reproduit (oviposition ou larves) sur les espèces dont le nom commun est suivi d'un astérisque (\*); sur les autres espèces seulement des adultes ont été observés.

#### I.2.3.2.4. Prédation et diversité des proies

Les larves et les adultes de *C. verbasci* s'attaquent à des petits arthropodes et aux œufs présents sur les arbres fruitiers et les hôtes herbacés estivaux (Thistlewood et Smith, 1996). Leur régime zoophage est varié (Tableau I.3) et les proies connues incluent acariens, pucerons, cicadelles, cochenilles, psylles, larves de lépidoptères et thrips (McMullen et Jong, 1970; Lord, 1971; Niemczyk, 1978; Acquafresca et Newton, 1986; Arnoldi *et al.*, 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk *et al.*, 1997; Wheeler, 2000b; Reding *et al.*, 2001).

Tableau I.3. Proies animales pouvant être consommées par la punaise de la molène (McMullen et Jong, 1970; Lord, 1971; Niemczyk, 1978; Acquafresca et Newton, 1986; Arnoldi *et al.*, 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk *et al.*, 1997; Wheeler, 2000b; Reding *et al.*, 2001).

Ordre	Famille	Espèce	Nom commun
Acari	Eriophyidae	<i>Aculus schlechtendali</i> (Nalepa)	Eriophyide du pommier
		<i>Eriophyes pyri</i> (Pagenstecher)	Phytopte du poirier
	Tetranychidae	<i>Bryobia praetiosa</i> Koch	Tétranyque du trèfle
		<i>Panonychus ulmi</i> (Koch)	Tétranyque rouge du pommier
		<i>Tetranychus mcdanieli</i> McGregor	Tétranyque McDaniel
		<i>Tetranychus pacificus</i> McGregor	Tétranyque du Pacifique
		<i>Tetranychus urticae</i> Koch	Tétranyque à deux points
Hemiptera	Aphididae	<i>Aphis pomi</i> De Geer	Puceron vert du pommier
		<i>Aulacorthum solani</i> (Kaltenbach)	Puceron de la digitale

		<i>Dysaphis plantaginea</i> (Passerini)	Puceron rose du pommier
		<i>Eriosoma lanigerum</i> (Hausmann)	Puceron lanigère du pommier
		<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas)	Puceron de la pomme de terre
		<i>Myzus persicae</i> (Sulzer)	Puceron vert du pêcher
		<i>Rhopalosiphum fitchii</i> (Sanderson)	Puceron des graminées
	Cicadellidae	<i>Zonocyba (Typhlocyba) pomaria</i> (McAtee)	Cicadelle blanche du pommier
	Pseudococcidae	<i>Phenacoccus aceris</i> (Signoret)	Cochenille du pommier
	Psyllidae	<i>Cacopsylla mali</i> (Schmidberger)	Psylle du pommier
		<i>Cacopsylla pyricola</i> (Foerster)	Psylle du poirier
Lepidoptera	Gelechiidae	<i>Sitotroga cerealella</i> (Olivier)	Alucite des grains
	Pyralidae	<i>Ephestia kuehniella</i> Zeller	Pyrale méditerranéenne de la farine
	Tortricidae	<i>Cydia pomonella</i> L.	Carpocapse de la pomme
Thysanoptera	Phlaeothripidae	<i>Haplothrips verbasci</i> (Osborn)	Thrips de la molène
	Thripidae	<i>Frankliniella occidentalis</i> (Pergande)	Thrips des petits fruits

Au Canada, les proies connues de *C. verbasci* incluent quelques ravageurs importants : le puceron vert du pommier, le carpocapse de la pomme, le tétranyque rouge, le psylle du poirier et le thrips des petits fruits (McMullen et Jong, 1967, 1970; Thistlewood et Smith, 1996). La punaise de la molène est un prédateur efficace du tétranyque rouge et peut tuer jusqu'à 580 *P. ulmi* durant son développement (Collyer, 1953; Niemczyk, 1978). Elle s'attaque également au complexe de pucerons retrouvés dans les vergers de

pommiers (Haley et Hogue, 1990; Hagley et Allen, 1990) et elle peut avoir un impact important sur la suppression de petites colonies de pucerons (Niemczyk et Pruska, 1986; Chouinard *et al.*, 2015). En laboratoire, elle consomme le même nombre de tétranyques rouges et de tétranyques à deux points, mais peu de pucerons des pommiers (Arnoldi *et al.*, 1992). Par contre, elle consomme en moyenne 631 œufs de psylle du poirier au cours de son développement larvaire (McMullen et Jong, 1970) et elle est un important prédateur de ce ravageur dans les vergers de poiriers (Thistlewood et Smith, 1996).

#### I.2.3.2.5. Ennemis naturels

La punaise de la molène n'a pas d'ennemis naturels clairement attribués. Cependant, il est évident que la plupart des prédateurs, parasitoïdes et pathogènes qu'elle peut rencontrer dans la nature peuvent interagir avec elle. D'ailleurs, les interactions intraguildes sont répandues chez les Miridae (Wheeler, 2001; Frechette *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2009). De l'IGP entre *C. verbaschi* et les autres prédateurs généralistes est très probable, mais n'a pas été documentée chez les hétéroptères (Lucas, 2012). La punaise de la molène, comme les autres mirides, doit s'attaquer aux stades plus vulnérables (œufs, jeunes larves, individus en mue) (Strawinski, 1964; Wheeler, 2001). Des petites coccinelles acariphages, tel que *Stethorus* sp. Weise (Coleoptera : Coccinellidae), peuvent s'attaquer à la punaise de la molène, tout au moins en conditions de laboratoire (Lucas, 2012). Du cannibalisme a également été observé en laboratoire (Chapitre 2).

#### I.2.3.2.6. Importance économique

La plupart de la littérature économique traite des dommages causés par cette punaise aux pommes. La punaise de la molène a longtemps été considérée comme non-

problématique en Grande-Bretagne et en Europe continentale (Collyer, 1953; Southwood et Leston, 1959; Niemczyk, 1978). Cependant, pendant les années 1990, elle a été responsable de dommages aux Pays-Bas, et des dégâts similaires sont survenues en Belgique et en Bulgarie (Stigter, 1996). En Amérique du Nord, la punaise de la molène est considérée comme un ravageur sporadique et intermittent dans les vergers de pommiers (Wheeler, 2000a), mais également comme un agent de lutte biologique contre les pucerons et acariens phytophages en période estivale (Wheeler, 2000b; Chouinard *et al.*, 2015).

Les dommages aux pommes résultent de la nutrition des larves sur les fleurs et les pommes en développement jusqu'à deux semaines après la floraison (Ross et Caesar, 1920; Prokopy and Hubbell, 1981; Boivin et Stewart, 1982a; Schaub *et al.*, 1988; Thistlewood et Smith, 1996; Reding *et al.*, 2001; Kain and Agnello, 2013). Après cette période, la présence de *C. verbaschi* dans les vergers n'a jamais été reliée à des dommages aux fruits, mais les larves et les adultes peuvent se nourrir sur les tissus méristématiques et entraîner des retards de croissance (Pickett, 1938; Thistlewood *et al.*, 1989b). Elle peut également être vectrice de la bactérie *Erwinia amylovora* (Burrill) Winslow *et al.*, agent causal du feu bactérien (Stewart, 1913; Stewart et Leonard, 1915; Gossard et Walton, 1922).

Les dommages caractéristiques, résultant des piqûres de nutrition de *C. verbaschi*, apparaissent comme de petites verrues liégeuses (1-2 mm de diamètre) à la surface des pommes; ces dommages peuvent se transformer en bosses foncées, provoquer des dépressions, ou affecter le développement normal des fruits (Ross et Caesar, 1920; Pickett, 1938; Madsen et Procter, 1982; Boivin et Stewart, 1982b). Beaucoup de pommes endommagées vont tomber lors de l'éclaircissage naturel en juillet (« June drop »); d'autres peuvent être déclassées à cause de leur petite taille, de cicatrices de piqûres ou de malformations (MacLellan 1979; Judd et McBrien 1994; Thistlewood et Smith, 1996). De sérieux dommages ont été rapportées partout au Canada où la punaise était présente et les récoltes de vergers entiers ont parfois été invendables ou déclassées



comme « pommes à jus » (Ross et Caesar, 1920; Pickett, 1938; Hagley et Hikichi, 1973). Bien que la punaise de la molène soit commune dans les vergers de poiriers, les dommages sont rares car les tissus ne sont généralement pas affectés par les piqûres de nutrition et les poires conservent leur forme normale en se développant (Parrott 1913; McMullen et Jong, 1970; Thistlewood et Smith, 1996).

Malgré des populations de punaises de la molène similaires pendant la floraison des pommiers, la proportion de fruits endommagés à la récolte est différente selon le cultivar (Thistlewood et Smith, 1996). Ainsi, les cultivars 'Délicieuse' sont les plus sensibles, suivis par 'Empire', 'Northern Spy', 'Ribston', 'Spartan', 'Newton' et 'Wagener' (Pickett, 1938; Hagley et Hikichi, 1973; MacLellan, 1979; Madsen et Procter, 1982; Stigter, 1996; Thistlewood *et al.*, 1989b). Le cultivar 'McIntosh' est rarement affecté, ce qui explique que les dommages de *C. verbasci* sont moins importants dans la province du Québec où ce cultivar était dominant (Boivin et Stewart, 1982a). La différence de sensibilité observée chez certains cultivars peut avoir plusieurs explications : 1) des réactions physiologiques différentes aux piqûres de nutrition, 2) des différences relative à la chute des fruits durant le développement et 3) des différences dans le comportement de *C. verbasci* (Knight, 1918; Hammer, 1939; Fauvel et Grivaut, 1976; MacLellan, 1979; Thistlewood *et al.*, 1989b). Ainsi, pendant le développement des pommes, les cicatrices des piqûres de nutrition peuvent disparaître ou être accentués, certains cultivars peuvent répondre différemment par la chute des fruits, ou les larves de punaises peuvent piquer plus ou moins certains cultivars (Ross et Caesar, 1920; Pickett *et al.*, 1941; McMullen et Jong, 1967; Boivin et Stewart, 1982b; Thistlewood *et al.*, 1989b; Thistlewood et Smith, 1996).

La disponibilité de sources de nourriture alternatives telles que des acariens et des pucerons, aussi bien que les conditions climatiques, peuvent également affecter le degré de dommages aux fruits (Thistlewood *et al.*, 1990; Reding et Beers, 1996; Thistlewood et Smith, 1996). Ainsi, les dommages dans les vergers suivent souvent l'effondrement des populations d'acariens ou de pucerons (Lord, 1971; Niemczyk,



1978). Cependant, Thistlewood et Smith (1996) concluent que la prédation par *C. verbasci* n'est pas assez efficace pour compenser les dommages économiques imprévisibles qu'elle peut causer aux pommes.

#### I.2.3.2.7. Méthodes de lutte

Des programmes de lutte sont préconisés contre cet insecte aux États-Unis (Agnello *et al.*, 2012; Bush *et al.*, 2012) et au Canada (Cormier et Chouinard, 2011; Fisher, 2012). Une surveillance intensive de *C. verbasci* est recommandée pendant la période critique de la floraison des pommiers (Thistlewood et Smith, 1996). Les seuils d'intervention sont estimés par la technique du battage et sont variables : deux larves ou plus en Ontario (Anonymous, 1990), huit à 16 larves en Nouvelle-Écosse (MacPhee, 1976; MacLellan, 1979), et deux à cinq larves (Madsen et Carty, 1977), 0,3 à 7,4 larves (Thistlewood et McMullen, 1989), ou une à 15 par battage (Anonymous, 1992) en Colombie-Britannique. L'utilisation de pièges collants blancs permet également de capturer des adultes (Boivin et Stewart, 1983b).

Des traitements insecticides spécifiquement dirigés contre la punaise sont préconisés lorsque les populations sont importantes (Thistlewood *et al.*, 1989b), mais sont rarement nécessaires au Québec (Boivin *et al.*, 1982; Boivin et Stewart, 1984; Thistlewood, 1986). L'utilisation de certains insecticides entre les stades du bouton rose et de la nouaison peut réduire significativement les dommages aux pommes (Chouinard *et al.*, 2015), mais ils ont moins d'effets si appliqués après la floraison (Reding et Beers, 1996). Cependant, le choix des insecticides est presque nul car il est strictement interdit par la Loi d'appliquer des insecticides toxiques pour les pollinisateurs pendant la période de la floraison des pommiers (Chouinard *et al.*, 2015). La punaise de molène est peu sensible aux insecticides organophosphorés, mais très sensible aux néonicotinoïdes (Chouinard *et al.*, 2015). Plusieurs pratiques de gestion ont été testées dans les vergers incluant l'élimination ou la réduction des plantes hôtes

alternatives tel que la molène (Lord, 1971; Thistlewood, 1986; Thistlewood *et al.*, 1990) et l'utilisation de la confusion sexuelle (Smith *et al.*, 1991; Judd *et al.*, 1995; McBrien *et al.*, 1996, 1997; Thistlewood et Smith 1996). En automne, la surveillance à base de phéromone peut aussi permettre de prédire les densités larvaires au printemps suivant (Thistlewood, 1986; Smith et Borden, 1990; Smith *et al.*, 1992; McBrien *et al.*, 1994).

### I.3. Objectifs

Ce travail a débuté suite à l'observation par des agronomes de nombreux dommages aux pommes attribués à la punaise de la molène dans des vergers de la région d'Oka (Québec, Canada). Cette espèce est un bon modèle pour étudier l'omnivorie, un comportement trophique qui peut affecter les organismes au niveau de leur biologie et de leur écologie. Ce comportement nutritionnel affecte également la perception que nous nous faisons des organismes qui interagissent avec nous. Ainsi, la notion de zoophytophagie ou de phytozoophagie est très subjective et dépend du regard que l'on porte sur chaque organisme.

L'influence de la biologie, des interactions écologiques, ainsi que la conséquence des piqûres de nutrition sur le comportement trophique de la punaise de la molène ont été étudiées tout au long de ce doctorat. Les réponses apportées sont de trois types. Premièrement, au niveau biologique, l'omnivorie peut influencer les caractéristiques du cycle vital. Deuxièmement, au niveau écologique, l'omnivorie peut influencer les interactions biologiques, avec les plantes, les proies et les compétiteurs intraguildes. Enfin, au niveau appliqué, l'omnivorie peut avoir un impact important, notamment dans la définition d'organisme bénéfique ou néfaste.

### Objectif 1

Notre premier objectif est 1) d'évaluer la valeur de différentes diètes végétales, animales et mixtes (communément retrouvées dans les vergers de pommiers, sur les plants de molène ou dans les élevages de laboratoire) sur le développement et la survie de la punaise de la molène, et 2) de vérifier si la valeur de la diète change selon le stade de développement de la punaise. Notre première hypothèse considère les ressources animales comme étant de meilleure qualité que les ressources végétales, mais que les diètes mixtes apportent les meilleures performances. La seconde hypothèse veut que les stades âgés seraient plus performants que les jeunes larves sur des diètes de faible qualité. Les expériences se déroulaient en laboratoire, dans des enceintes contrôlées.

Cette étude (chapitre II) est publiée dans l'article scientifique suivant :

Aubry, O., Cormier, D., Chouinard, G. et Lucas, E. (2015). Influence of plant, animal and mixed resources on development of the zoophytophagous plant bug *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology*, 25(12), 1426-1442.

### Objectif 2

Notre second objectif consiste à évaluer la capacité de *C. verbasci* à se développer 1) sur différents cultivars de pommes et 2) sur des pommes dont l'intégrité de l'épiderme était altérée, comparativement à l'alimentation d'élevage. Notre première hypothèse était que les pommes de cultivars connus pour être sensibles aux dommages sont de meilleure qualité nutritive. La seconde hypothèse était que les fruits dont l'épiderme était altéré constituaient une ressource plus accessible pour le développement que les pommes entières. Les expériences se déroulaient en laboratoire, dans des enceintes contrôlées.

Cette étude (chapitre III) est publiée sous forme d'article scientifique :

Aubry, O., Cormier D., Chouinard, G. et Lucas, E. (2011). Influence du cultivar de pommier et de l'intégrité du fruit sur le développement de la punaise omnivore *Campylomma verbasci* (Hemiptera : Miridae). *Entomologie faunistique*, 63(3), 91-96.

### *Objectif 3*

Notre troisième objectif consiste à évaluer la phytophagie de la punaise de la molène, à la fois en laboratoire (comportement phytophage) et en verger (dommages aux fruits), en fonction de trois différents paramètres : 1) le cultivar de pommes, 2) la taille des fruits, et 3) le stade de développement de la punaise. Notre première hypothèse est que la phytophagie de la punaise serait différente selon le cultivar. La seconde hypothèse considère que les fruits de moins de 10 mm (taille connue dans la littérature pour les dommages) seraient plus piqués en laboratoire que les fruits plus gros. Enfin, la troisième hypothèse était que les jeunes stades seraient plus phytophages que les stades plus âgés.

Cette étude (chapitre IV) est présentée dans l'article suivant :

Aubry, O., Cormier, D., Chouinard, G. et Lucas, E. (En préparation). Phytophagy by the mullein bug on apple fruits: feeding behavior and fruit damage. *Journal of Economic Entomology* (à soumettre).

### *Objectif 4*

Notre quatrième objectif évalue l'influence des proies extraguïldes et des prédateurs intraguïldes sur la phytophagie de la punaise de la molène. Les hypothèses sont que 1) la disponibilité de proies extraguïldes va réduire l'intensité de la phytophagie de la punaise de la molène, et que 2) la présence de prédateurs intraguïldes va réduire la

phytophagie de la punaise de la molène. La phytophagie est observée par les piqûres de nutrition en laboratoire et par les dommages aux fruits sur le terrain.

Cette étude (chapitre V) est présentée dans l'article suivant :

Aubry, O., Cormier, D., Chouinard, G. et Lucas, E. (En préparation). Influence of extraguild preys and intraguild predators on the phytophagy of the zoophytophagous bug *Campylomma verbasci*. *Journal of Pest Science* (soumis).

CHAPITRE II

INFLUENCE OF PLANT, ANIMAL AND MIXED RESOURCES ON  
DEVELOPMENT OF THE ZOOPHYTOPHAGOUS PLANT BUG *CAMPYLOMMA*  
*VERBASI* (HEMIPTERA: MIRIDAE)

Olivier Aubry<sup>1</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup>, Gerald Chouinard<sup>2</sup> & Eric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P.  
8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Qc, Canada H3C 3P8*

<sup>2</sup> *Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, 335 rang des  
vingt-cinq est, St-Bruno-de-Montarville, Qc, Canada J3V 0G7*



## II.1. Résumé

La punaise de la molène, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera : Miridae), exploite à la fois des ressources végétales et animales. Le but de cette étude était 1) d'évaluer la qualité de différentes diètes végétales, animales et mixtes (i.e. matériel végétal ou animal provenant de vergers de pommiers, de plants de molènes ou des élevages en laboratoire) pour le développement et la survie de la punaise de la molène, et 2) d'évaluer si la qualité de la ressource change selon le stade larvaire de *C. verbasci*. Des larves de punaises de la molène ont été élevées individuellement dans des boîtes de Petri contenant différentes diètes et observées quotidiennement jusqu'à l'âge adulte ou la mort. La diète d'élevage (pucerons vivants + feuille de pomme de terre + œufs d'*Ephestia* + pollen) était une diète de *haute qualité* (>50% d'adultes, temps de développement plus court et adultes plus gros). Les diètes de *qualité moyenne* (30-50% d'adultes, temps de développement moyen) étaient : pomme + pollen, œufs d'*Ephestia* et œufs de *Sitotroga*. Les diètes de *faible qualité* (<35% d'adultes, temps de développement plus long) incluaient : feuille de molène, pucerons congelés, pucerons + feuille de pomme de terre et pomme + pucerons + feuille de pomme de terre. Finalement, les diètes *inappropriées* (lorsque aucune larve n'atteignait le stade adulte) étaient : gel d'agar, pomme, pollen, feuille de pommier, feuille de pomme de terre, tétranyques congelés et conspécifiques congelés. En comparant la valeur des diètes pour différents stades, pucerons + feuille de pomme de terre représentait une diète de *haute qualité* pour le stade 3. Pollen et conspécifiques congelés étaient des diètes de *faible qualité* pour le stade 3. La pomme "Délicieuse rouge" était une diète de *haute qualité* pour le stade 5 et de *faible qualité* pour le stade 3. La pomme "Honeycrisp" constituait une diète *inappropriée* quel que soit le stade. Ainsi, une diète mixte complète maximise le développement et la survie des larves de *C. verbasci*.

**Mots-clés :** Heteroptera; punaise de la molène; omnivorie; qualité de la diète, survie; pomme.

## II.2. Abstract

The mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), exploits both plant and animal resources. The aim of this study was 1) to evaluate the quality of different plant, animal and mixed diets (i.e. plant material or prey from the overwintering host, the summer host or the laboratory rearing) for the development and survival of mullein bug, and 2) to evaluate if the suitability of the resource changes according to the nymphal instar of *C. verbasci*. Mullein bug nymphs were reared individually in Petri dishes containing different diets and observed daily until reaching adulthood or dying. The rearing diet (living potato aphids + potato leaf + *Ephestia* eggs + apple pollen) was a *high-quality* diet. The *medium-quality* diets were apple fruit + apple pollen, *Ephestia* eggs and *Sitotroga* eggs. The *low-quality* diets included mullein leaf, frozen aphids, living aphids + potato leaf and apple fruit + living aphids + potato leaf. Finally, the *inappropriate* diets (when no nymphs reached adulthood) were agar gel, apple fruit, apple pollen, apple leaf, potato leaf, frozen red mites and frozen conspecifics. When comparing the value of the diets for different instars, living aphids + potato leaf was a *high-quality* diet for third instar. Apple pollen and frozen conspecifics were *low-quality* diets for third instar. 'Red Delicious' fruit was a *high-quality* diet for fifth instar and *low-quality* for third instar. 'Honeycrisp' fruit constituted an *inappropriate* diet whatever the instar. Thus, a whole mixed diet maximises development and survival of *C. verbasci* nymphs.

Keywords : Heteroptera; mullein bug; omnivory; diet quality; survival; apple.

### II.3. Introduction

The mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), is a palearctic zoophytophagous insect common in Canada and in US apple orchards (Thistlewood *et al.*, 1989a). It feeds on both plant and animal materials (Thistlewood *et al.*, 1996). As zoophagous, this mirid is considered a biocontrol agent of economically important pests in some areas, because it is an important predator of several pest species including: the European red mite *Panonychus ulmi* (Koch) (Acari: Tetranychidae), the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), the green apple aphid *Aphis pomi* De Geer (Hemiptera: Aphididae), the pear psylla *Cacopsylla pyricola* (Foerster) (Hemiptera: Psyllidae), the pear rust mite *Epirimerus pyri* (Nalepa) (Acari: Eriophyidae), the apple rust mite *Aculus schlechtendali* (Nalepa) (Acari: Eriophyidae) and various thrips (Thysanoptera) (Arnoldi *et al.*, 1992; McMullen *et al.*, 1970; Niemczyk, 1978; Reding *et al.*, 2001; Smith, 1989; Thistlewood, 1986). As phytophagous, newly emerged nymphs damage apples by puncturing the flowers and fruitlets while feeding, inducing a physiological reaction in sensitive cultivars that damages and often downgrades the apples (MacPhee, 1976; Thistlewood *et al.*, 1989b). Nymphs and adults of mullein bugs can be found in North American orchards throughout the growing season, but generally in higher numbers during spring (McMullen *et al.*, 1970; Reding *et al.*, 2001) when they can puncture apple fruitlets. The greatest proportion of the second generation occurs on herbaceous weed hosts, especially mullein, *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae) (McMullen *et al.*, 1970; Thistlewood *et al.*, 1990).

True omnivory is the fact of feeding on both plant and animal resources (Coll *et al.*, 2002). Among omnivorous heteropterans, distinction must be made between phytozoophagous or zoophytophagous according to the prevalence of feeding on plant or animal resources (Alomar, 2007; Coll *et al.*, 2002; Lucas *et al.*, 2009; Strawinski, 1964). Past studies suggest that the mullein bug prefers arthropod prey to plant material and is considered as zoophytophagous (Fauvel, 1999; Stigter, 1996),

while Strawinski (1964) classifies it as phytozoophagous. Lord (1971) observed that *C. verbasci* damage is rare in orchards with high mite populations. Therefore, Thistlewood and Smith (1996) suggested a novel management technique by manipulating prey densities (e.g. low densities of preys in fall and high densities of preys in spring) to reduce and prevent fruit injury by the mullein bug.

Zoophytophagous insects such as *C. verbasci* derive nutrients not only from prey but also from plants (Coll, 1996; Naranjo et Gibson, 1996; Smith, 1965). The dietary requirements of the mullein bug are not fully understood, although this knowledge is crucial to determine its ecological status. McMullen and Jong (1970) found in laboratory tests that survival is enhanced when *C. verbasci* consumes animal prey and that this resource is necessary for the complete development of the early instars. However, Bartlett (1996) found in laboratory that *C. verbasci* still uses plant food sources even in the presence of animal prey, and that pollen is sufficient for nymphs to complete their development in absence of prey. Therefore, a better understanding of the quality of the different plant and animal resources for the predator is necessary to understand its tendency to behave as a noxious phytophagous or a useful zoophagous insect.

The quality of food sources may vary during the insect development. Many species consume different foods and/or change habitat as they grow from hatching to adulthood (Cisneros et Rosenheim, 1997; Ebenman, 1987; Keast, 1997; Mittelbach *et al.*, 1988; Muotka, 1990; Polis, 1984; Wissinger, 1988). Changes in prey preference associated with the age of the predator are well documented among insects including Nematocera (Diptera: Chaoboridae) (Fedorenko, 1975), damselflies (Odonata: Coenagrionidae) (Johannsson, 1978; Rowe, 1992; Thompson, 1975), grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) (Lockwood, 1989) and the hemipterous *Zelus renardii* Kolenati (Hemiptera: Reduviidae) (Cisneros & Rosenheim, 1997) and *Notonecta glauca* (Hemiptera: Notonectidae) (McArdle et Lawton, 1979). If nutritional requirements change with the age of *C. verbasci*, it will greatly influence its status.

The aim of this study was (1) to evaluate the quality of different plant, animal and mixed diets (i.e. plant material or prey from the overwintering host, the summer host or the laboratory rearing) for the development and survival of mullein bug, and (2) to evaluate if the suitability of the resource changes according to the nymphal instar of *C. verbasici*. Our first hypothesis was that mixed diets constitute the optimal diet for nymph's development, followed by animal diets and plant diets. Our second hypothesis was that on low quality diets, older instars have a better development and higher survival than younger instars.

## II.4. Material and methods

### II.4.1. Arthropod and Plant Material

Mullein bugs came from a permanent rearing, initiated during the summer 2007, on potato plants *Solanum tuberosum* L. ('Norland') infested with potato aphids *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae) and provided with pollen, Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs and honey + water solution (Uiterdijk *et al.*, 1997). Rearing was conducted in growth chambers maintained at 23°C, 16L: 8D and 60% RH. Aphids (*M. euphorbiae*) were collected from permanent laboratory rearing. European red mites (*P. ulmi*) were collected from a pesticide-free orchard. Lepidopteran eggs were bought from Anatis Bioprotection inc. (Saint-Jacques-le-Mineur, Quebec, Canada).

Apple fruits, mature apple leaves and apple pollen were collected in pesticide-free 'Red Delicious' apple trees. Mature potato leaves and mature mullein leaves were collected from plants grown under laboratory conditions.



#### II.4.2. Plant, Animal and Mixed Diets

The plant diets were composed of plant resources from the overwintering/spring host (apple fruits, leaves and pollen), the summer host (mullein leaves) and the laboratory rearing host (potato leaves). The animal diets consisted of resources collected in orchards (European red mites) or reared in the laboratory (lepidopteran eggs, potato aphids, conspecifics). The mixed diets consisted of resources collected in orchards (apple fruits and pollen) and reared or grown in the laboratory (living potato aphids, potato leaves, lepidopteran eggs). The diets tested as part of the second objective were composed of plant resources from the overwintering/spring host (apple pollen and fruits of two cultivars) and resources reared or grown in the laboratory (potato aphids, potato leaves and conspecifics).

#### II.4.3. Experimental Units and Assessment of Immature survivorship and Development

In this study, each experimental unit consisted of one *C. verbasci* nymph reared in Petri dish (diam. = 10 cm) with one diet + agar gel + water freely available (chimney Petri). All diets were placed on agar gel to prevent dehydration and were renewed every two days to prevent mouldiness. Each treatment (diet) was repeated 20 times. Experimental units were placed in growth chambers at 23°C, 16L: 8D and 60% RH. The nymphal instars were identified by shape, size, color, and setigerous spots (Leonard, 1915). The stage of the nymphs and their survival were determined every 24h until they reached adulthood or died. The presence of exuvia indicated successful molting. Survival and developmental time were measured for the nymphs. Adults were sexed and weighed. The diets were provided *ad libitum*. According to Arnoldi *et al.* (1992), one *C. verbasci* adult has a daily consumption of 1.20 green apple aphid or 2.87 European red mite.

#### II.4.4. Evaluation of Diet Quality

In this experiment, first nymphal instars from the permanent rearing were placed individually in Petri dishes with different diets. A diet composed of agar gel only was tested as a negative control.

Six plant diets were tested: one apple fruit ('Red Delicious'; diam. = 7-9 mm), one apple leaf (length = 6 cm), one potato leaf (length = 6 cm), one mullein leaf (length = 6 cm), apple pollen (5-10 mg) and one apple fruit + apple pollen.

Five animal diets were tested: eggs of the Mediterranean flour moth *E. kuehniella* (5-10 mg), eggs of the Angoumois grain moth *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Pyralidae) (5-10 mg), 10 frozen spider mite (*P. ulmi*) adults, five frozen aphids (*M. euphorbiae*) of various instars, and five frozen mullein bug nymphs of various instars (to evaluate cannibalism). Animal preys were frozen in order to avoid the presence of plant material in the test (to maintain them alive). Frozen insects were killed by keeping them at -10°C for a few days.

Three mixed diets were also evaluated: five living aphids (*M. euphorbiae*) + one potato leaf, one apple fruit ('Red Delicious'; diam. = 7-9 mm) + five living aphids (*M. euphorbiae*) + one potato leaf, and rearing diet (potato leaf + living aphids *M. euphorbiae* + *Ephestia* eggs + apple pollen) as a positive control.

#### II.4.5. Influence of the Nymphal Instar

In this experiment, mullein bugs nymphs of first, third or fifth instar from the permanent rearing were placed individually in Petri dishes to compare the effect of selected diets on the different instars.

Six diets were tested: one 'Red Delicious' fruit (diam. = 7-9 mm; cultivar susceptible to damage) for first, third and fifth nymphal instars; one 'Honeycrisp' fruit (diam. = 7-9 mm; cultivar less susceptible to damage) for first and third nymphal

instars; apple pollen (5-10 mg) for first and third nymphal instars; five living aphids (*M. euphorbiae*) + one potato leaf for first and third nymphal instars; five frozen mullein bugs nymphs of various instars (cannibalism) for first and third nymphal instars; the rearing diet (potato leaf + living aphids *M. euphorbiae* + *Ephestia* eggs + apple pollen) as a control for first, third and fifth nymphal instar.

#### II.4.6. Data analysis

All analyses were carried out with the statistical software JMP® for Windows, version 11 (SAS Institute, 2013).

Survival of nymphal instars and adults were compared with a likelihood ratio G-test followed by multiple comparisons (Sokal et Rohlf, 1981). Since multiple tests were involved with this research design, a correction using the Holm-Bonferonni procedure has been completed to obtain a more conservative  $\alpha$  ( $p < \alpha/(m-1)$ ) (Holm, 1979). The mean developmental time per diet for each nymphal instar (not including the individuals who died before reaching the next stage) was analyzed by the non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Dunn multiple comparison test (unequal group sizes). The survival duration, defined by the number of days an individual survived independently of the stage reached, was analyzed by the non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Steel-Dwass pairwise multiple comparison test (equal group sizes). Adult weight and developmental time by sex were analyzed using a non-parametric Wilcoxon test. Female and male weight and developmental time per diet were analyzed by a non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Dunn multiple comparison test.

A development index was calculated by averaging a number attributed at each stage of death (1 = first instar, 2 = second instar, 3 = third<sup>d</sup> instar, 4 = fourth instar, 5 = fifth instar, 6 = adult). It allows for a specific diet to evaluate the average stage reached by

the individuals. Development index per diet was analyzed by a non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Steel-Dwass pairwise multiple comparison test.

Percentage of survival to next instar and percentage of survival to adulthood by nymphal instar (second, third or fifth) for each diet were analysed using a Chi-2 test and a Bonferroni correction. Development index per nymphal instar were analyzed by a non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Steel-Dwass pairwise multiple comparison test.

## II.5. Results

### II.5.1. Evaluation of Diet Quality

#### II.5.1.1. Adult survival (% reached), weight and developmental time

##### *Adult survival*

Only eight diets of 15 allowed at least one nymph to reach adulthood: mullein leaf, apple fruit + apple pollen, *Ephestia* eggs, *Sitotroga* eggs, frozen aphids, living aphids + potato leaf, apple fruit + living aphids + potato leaf and rearing diet (Table II.1). Frozen aphids and living aphids + potato leaf had significantly less adult survival compared to rearing diet, but not apple fruit + apple pollen, mullein leaf, *Ephestia* eggs, *Sitotroga* eggs and apple fruit + living aphids + potato leaf (G test:  $X^2 = 100.136$ ;  $df = 14$ ;  $p < 0.0001$ ).

Table II.1. Mean percentage of first nymphal instar mullein bug that reached each instar during their development on respective diets. Numbers within a column followed by the same letter do not differ significantly (G test;  $p < 0.05/(m-1)$ ).

Diet	Treatment	% survival				
		N2	N3	N4	N5	Adult
Control	Agar gel	15 <sup>de</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
Plant	Apple fruit	10 <sup>e</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
	Apple leaf	15 <sup>de</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
	Potato leaf	20 <sup>de</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
	Mullein leaf	80 <sup>abc</sup>	45 <sup>abcd</sup>	35 <sup>bcd</sup>	30 <sup>bc</sup>	25 <sup>abc</sup>
	Apple pollen	90 <sup>ab</sup>	60 <sup>ab</sup>	10 <sup>bcd</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
	Apple fruit + apple pollen	90 <sup>ab</sup>	65 <sup>ab</sup>	55 <sup>abc</sup>	50 <sup>ab</sup>	50 <sup>ab</sup>
Animal	<i>Ephestia</i> eggs	70 <sup>abcd</sup>	50 <sup>abc</sup>	50 <sup>abc</sup>	45 <sup>abc</sup>	40 <sup>abc</sup>
	<i>Sitotroga</i> eggs	90 <sup>ab</sup>	70 <sup>ab</sup>	60 <sup>ab</sup>	50 <sup>ab</sup>	45 <sup>abc</sup>
	Frozen spider mites	30 <sup>cde</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>d</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
	Frozen aphids	55 <sup>abcde</sup>	45 <sup>abcd</sup>	35 <sup>bcd</sup>	30 <sup>bc</sup>	10 <sup>bc</sup>
	Frozen conspecifics	60 <sup>abcde</sup>	5 <sup>cd</sup>	5 <sup>cd</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
Mixed	Living aphids + potato leaf	35 <sup>bcde</sup>	25 <sup>bcd</sup>	20 <sup>bcd</sup>	10 <sup>bc</sup>	10 <sup>bc</sup>
	Apple fruit + living aphids + potato leaf	45 <sup>abcde</sup>	30 <sup>bcd</sup>	30 <sup>bcd</sup>	20 <sup>bc</sup>	20 <sup>abc</sup>
	Rearing diet	95 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	90 <sup>a</sup>	70 <sup>a</sup>

### *Adult weight*

For all diets, adult weight was not different for males and females (Wilcoxon test:  $X^2 = 3.5418$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.0598$ ). Females were heavier when reared on *Ephestia* eggs than on apple fruit + apple pollen, mullein leaf and frozen aphids (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 26.5368$ ;  $df = 7$ ;  $p = 0.0004$ ) (Table II.2). Males were heavier when produced on rearing diet than on apple fruit + apple pollen and mullein leaf (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 17.2721$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0.0040$ ) (Table II.2).

### *Adult developmental time*

For all diets, adult developmental time was not different for males and females (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.1613$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.6880$ ). Female developmental time was lower when produced on rearing diet and *Ephestia* eggs than on apple fruit + apple pollen (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 24.9189$ ;  $df = 7$ ;  $p = 0.0008$ ) (Table II.2). Male developmental time was not different when comparing all diets (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 24.9189$ ;  $df = 7$ ;  $p = 0.0008$ ) (Table II.2).



Table II.2. Mean ( $\pm$ SE) weight and developmental time for male and female adults (from first nymphal instar). Numbers within a column followed by the same letter do not differ significantly (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ; Dunn test,  $p < 0.05$ ); males and females were analysed separately.

Sex	Diet	Treatment	n	Weight ( $\mu$ g)	Developmental duration (days)
Female	Plant	Mullein leaf	2	535 ( $\pm 5$ ) <sup>b</sup>	18 ( $\pm 0$ ) <sup>ab</sup>
		Apple fruit + apple pollen	6	635 ( $\pm 18$ ) <sup>b</sup>	18,8 ( $\pm 0,8$ ) <sup>b</sup>
	Animal	<i>Ephestia</i> eggs	6	995 ( $\pm 43$ ) <sup>a</sup>	12,5 ( $\pm 0,3$ ) <sup>a</sup>
		<i>Sitotroga</i> eggs	4	860 ( $\pm 24$ ) <sup>ab</sup>	14,5 ( $\pm 0,9$ ) <sup>ab</sup>
		Frozen aphids	2	515 ( $\pm 45$ ) <sup>b</sup>	16 ( $\pm 1$ ) <sup>ab</sup>
	Mixed	Living aphids + potato leaf	2	745 ( $\pm 65$ ) <sup>ab</sup>	18 ( $\pm 1$ ) <sup>ab</sup>
		Apple fruit + living aphids + potato leaf	2	695 ( $\pm 25$ ) <sup>ab</sup>	19,5 ( $\pm 1,5$ ) <sup>ab</sup>
		Rearing diet	9	822 ( $\pm 28$ ) <sup>ab</sup>	13,7 ( $\pm 0,6$ ) <sup>a</sup>
Male	Plant	Mullein leaf	3	530 ( $\pm 47$ ) <sup>b'</sup>	17,3 ( $\pm 1,2$ ) <sup>a'</sup>
		Apple fruit + apple pollen	4	565 ( $\pm 45$ ) <sup>b'</sup>	17 ( $\pm 1,1$ ) <sup>a'</sup>
	Animal	<i>Ephestia</i> eggs	2	825 ( $\pm 5$ ) <sup>ab'</sup>	13 ( $\pm 3$ ) <sup>a'</sup>
		<i>Sitotroga</i> eggs	5	730 ( $\pm 17$ ) <sup>ab'</sup>	15,8 ( $\pm 0,9$ ) <sup>a'</sup>
		Frozen aphids	0	-	-
	Mixed	Living aphids + potato leaf	0	-	-
		Apple fruit + living aphids + potato leaf	2	620 ( $\pm 0$ ) <sup>ab'</sup>	20,5 ( $\pm 1,5$ ) <sup>a'</sup>
		Rearing diet	5	804 ( $\pm 21$ ) <sup>a'</sup>	13 ( $\pm 0,6$ ) <sup>a'</sup>

### II.5.1.2. Nymphal instars survival (% reached)

Agar gel, apple fruit, apple leaf and potato leaf allowed mullein bugs to reach the second nymphal instar, but not the third instar (Table II.1). Mullein leaf sustained development of mullein bugs until adulthood. Apple pollen allowed development to fourth nymphal instar, but not the fifth instar. Apple fruit + apple pollen, *Ephestia* eggs and *Sitotroga* eggs permitted mullein bugs to reach adulthood. Frozen spider mites allowed nymphs to reach the second instar, but not the third instar. Frozen aphids sustained development of mullein bugs until adulthood. Frozen conspecifics permitted nymphs to reach the fourth instar, but not the fifth instar. Living aphids + potato leaf, apple fruit + living aphids + potato leaf and rearing diet allowed mullein bugs to reach adulthood.

### II.5.1.3. Nymphal instars developmental time and survival duration

Second instar developmental time (Table II.3) was significantly lower on rearing diet than on mullein leaf, apple pollen, apple fruit + apple pollen, and apple fruit + living aphids + potato leaf (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 30.1039$ ;  $df = 9$ ;  $p = 0.0004$ ), but not different from *Ephestia* eggs, *Sitotroga* eggs, frozen aphids, frozen conspecifics and living aphids + potato leaf.

Third instar developmental time (Table II.3) was significantly lower on *Ephestia* eggs than on apple fruit + apple pollen (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 23.2690$ ;  $df = 9$ ;  $p = 0.0056$ ), but not different from mullein leaf, apple pollen, *Sitotroga* eggs, frozen aphids, frozen conspecifics, living aphids + potato leaf, apple fruit + living aphids + potato leaf and rearing diet.

Fourth instar developmental time (Table II.3) was significantly lower on rearing diet and *Ephestia* eggs than on mullein leaf and apple fruit + apple pollen (Kruskal-Wallis

test:  $X^2 = 34.7114$ ;  $df = 7$ ;  $p < 0.0001$ ), but not different on *Sitotroga* eggs, frozen aphids, living aphids + potato leaf and apple fruit + living aphids + potato leaf.

Fifth instar developmental time (Table II.3) was significantly lower on rearing diet and *Ephestia* eggs than on mullein leaf and apple fruit + apple pollen (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 33.3057$ ;  $df = 7$ ;  $p < 0.0001$ ), but not different on *Sitotroga* eggs, frozen aphids, living aphids + potato leaf and apple fruit + living aphids + potato leaf.

Survival duration (Table II.3) was significantly longer on rearing diet than on agar gel, apple fruit, apple leaf, potato leaf, apple pollen, frozen spider mites, frozen aphids, frozen conspecifics and living aphids + potato leaf (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 145.3841$ ;  $df = 14$ ;  $p < 0.0001$ ), but not different on the other diets. Survival was significantly shorter on agar gel than on mullein leaf, apple pollen, apple fruit + apple pollen, *Ephestia* eggs, *Sitotroga* eggs, frozen aphids, frozen conspecifics, apple fruit + living aphids + potato leaf and rearing diet, but not different on the other diets.

Table II.3. Mean developmental time (days) for each nymphal instar ( $\pm$ SE) and survival duration ( $\pm$ SE). Numbers within a column followed by the same letter do not differ significantly (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ; Dunn test,  $p < 0.05$ ; Steel-Dwass test,  $p < 0.05$ ).

Diet	Treatment	Developmental time (days)				Survival duration
		N2	N3	N4	N5	
Control	Agar gel	-	-	-	-	1,0 ( $\pm 0,1$ ) <sup>g</sup>
Plant	Apple fruit	-	-	-	-	1,6 ( $\pm 0,2$ ) <sup>defg</sup>
	Apple leaf	-	-	-	-	1,2 ( $\pm 0,2$ ) <sup>fg</sup>
	Potato leaf	-	-	-	-	1,5 ( $\pm 0,3$ ) <sup>efg</sup>
	Mullein leaf	3,6 ( $\pm 0,4$ ) <sup>b</sup>	2,4 ( $\pm 0,4$ ) <sup>ab</sup>	4,3 ( $\pm 0,4$ ) <sup>b</sup>	5,2 ( $\pm 0,2$ ) <sup>b</sup>	9,7 ( $\pm 1,7$ ) <sup>abc</sup>
	Apple pollen	3,3 ( $\pm 0,3$ ) <sup>b</sup>	3,5 ( $\pm 0,5$ ) <sup>ab</sup>	-	-	6,8 ( $\pm 0,6$ ) <sup>bc</sup>
	Apple fruit + apple pollen	3,3 ( $\pm 0,2$ ) <sup>b</sup>	3,4 ( $\pm 0,3$ ) <sup>b</sup>	3,9 ( $\pm 0,3$ ) <sup>b</sup>	5,2 ( $\pm 0,2$ ) <sup>b</sup>	11,8 ( $\pm 1,5$ ) <sup>ab</sup>
Animal	<i>Ephestia</i> eggs	2,5 ( $\pm 0,2$ ) <sup>ab</sup>	1,8 ( $\pm 0,2$ ) <sup>a</sup>	2,3 ( $\pm 0,2$ ) <sup>a</sup>	3,9 ( $\pm 0,2$ ) <sup>a</sup>	7,1 ( $\pm 1,2$ ) <sup>abcd</sup>
	<i>Sitotroga</i> eggs	2,9 ( $\pm 0,1$ ) <sup>ab</sup>	2,9 ( $\pm 0,2$ ) <sup>ab</sup>	3,0 ( $\pm 0,1$ ) <sup>ab</sup>	4,4 ( $\pm 0,2$ ) <sup>ab</sup>	10,8 ( $\pm 1,1$ ) <sup>ab</sup>
	Frozen spider mites	-	-	-	-	2,1 ( $\pm 0,3$ ) <sup>cdefg</sup>
	Frozen aphids	2,8 ( $\pm 0,3$ ) <sup>ab</sup>	2,6 ( $\pm 0,4$ ) <sup>ab</sup>	3,7 ( $\pm 0,3$ ) <sup>ab</sup>	4,0 ( $\pm 0$ ) <sup>ab</sup>	6,1 (1,3) <sup>bcdef</sup>
	Frozen conspecifics	3 ( $\pm 0$ ) <sup>ab</sup>	2,0 ( $\pm 0$ ) <sup>ab</sup>	-	-	3,3 ( $\pm 0,5$ ) <sup>cdef</sup>
Mixed	Living aphids + potato leaf	2,6 ( $\pm 0,2$ ) <sup>ab</sup>	2,0 ( $\pm 0,6$ ) <sup>ab</sup>	3,0 ( $\pm 0$ ) <sup>ab</sup>	4,0 ( $\pm 0$ ) <sup>ab</sup>	4,7 ( $\pm 1,2$ ) <sup>bcdefg</sup>
	Apple fruit + living aphids + potato leaf	3,8 ( $\pm 0,6$ ) <sup>b</sup>	3,0 ( $\pm 0,4$ ) <sup>ab</sup>	3,5 ( $\pm 0,3$ ) <sup>ab</sup>	4,8 ( $\pm 0,3$ ) <sup>ab</sup>	6,7 ( $\pm 1,6$ ) <sup>abcde</sup>
	Rearing diet	2,1 ( $\pm 0,1$ ) <sup>a</sup>	2,2 ( $\pm 0,2$ ) <sup>ab</sup>	2,6 ( $\pm 0,1$ ) <sup>a</sup>	3,9 ( $\pm 0,1$ ) <sup>a</sup>	12,6 ( $\pm 0,7$ ) <sup>a</sup>

#### II.5.1.4. Development index

Development index was significantly different depending of the diet (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 135.5601$ ;  $df = 14$ ;  $p < 0.0001$ ; Figure II.1). Development index was significantly higher on rearing diet than on other diets, except apple fruit + apple pollen, *Ephestia* eggs and *Sitotroga* eggs. Development index was significantly smaller on agar gel, apple fruit, apple leaf, potato leaf, frozen spider mites, frozen aphids, frozen conspecifics, living aphids + potato leaf and apple fruit + living aphids + potato leaf than on other diets. Development indexes on apple pollen and mullein leaf were intermediate.

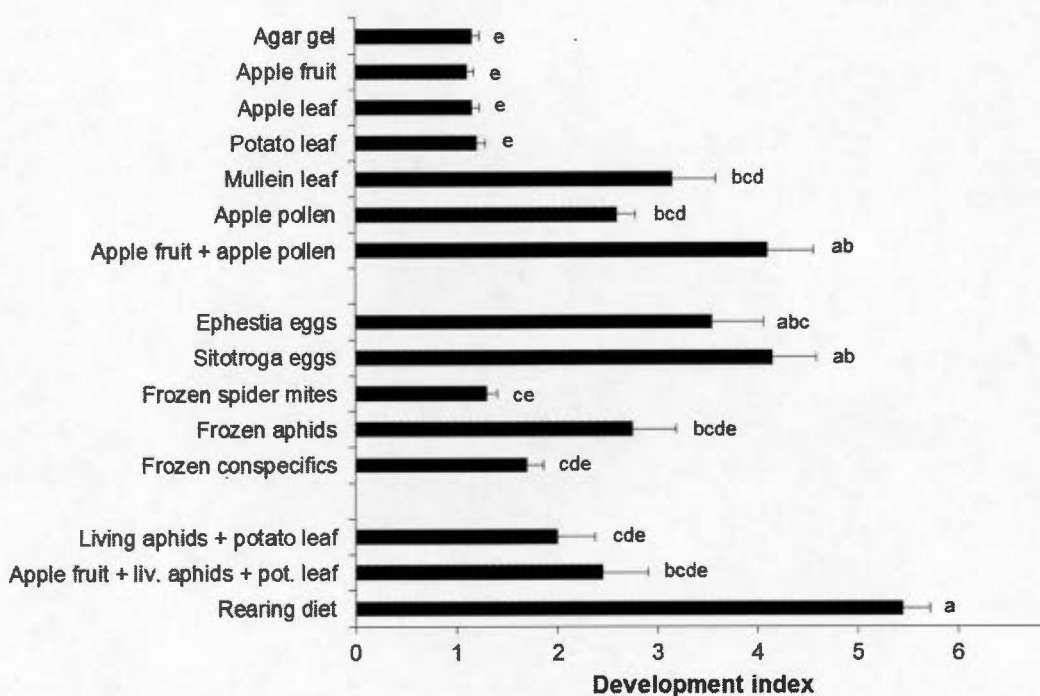


Figure II.1. Development index ( $\pm$  SE) of mullein bugs per A) plant diets, B) animal diets, and C) mixed diets. Diets with the same letters are not significantly different (Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ; Steel-Dwass test,  $p < 0.05$ ).

## II.5.2. Influence of the Nymphal Instar

### II.5.2.1. Survival to the next instar (depending of the starting instar)

Survival to the next instar on rearing diet was not different when nymphs were reared from the first, third or fifth instar (Chi-2 test:  $X^2 = 6.252$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.0439$ ; Figure II.2A). Survival of the mullein bug to the next nymphal instar on 'Red Delicious' fruit was significantly higher when reared from the third instar or fifth instar than when reared from first instar nymphs (Chi-2 test:  $X^2 = 31.667$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0.0001$ ; Figure II.2A), but not different between third instar and fifth instar. Survival to the next nymphal instar on 'Honeycrisp' fruit was not different when reared from the third instar (Chi-2 test:  $X^2 = 1.758$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.1848$ ; Figure II.2A) than nymphs reared from first instar nymphs. Survival to the next nymphal instar on frozen conspecifics was not different when reared from the third instar (Chi-2 test:  $X^2 = 1.905$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.1675$ ; Figure II.2A) than nymphs reared from first instar nymphs. Survival to the next nymphal instar on living aphids + potato leaf was significantly higher when reared from the third instar (Chi-2 test:  $X^2 = 12.907$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.0003$ ; Figure II.2A) than nymphs reared from first instar nymphs. Survival to the next nymphal instar on apple pollen was not different when reared from the third instar (Chi-2 test:  $X^2 = 2.105$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.1468$ ; Figure II.2A) than nymphs reared from first instar nymph.

### II.5.2.2. Survival to adulthood (depending of the starting instar)

Apple pollen and frozen conspecifics allowed at least one nymph to reach adulthood when reared from the third nymphal instar, but not when reared from the first nymphal instar. Adult survival on living aphids + potato leaf was significantly higher when reared from the third instar (Chi-2 test:  $X^2 = 19.798$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.0001$ ; Figure II.2B) than nymphs reared from first instar nymphs. 'Honeycrisp' fruit was unable to sustain



development of adults when reared from the first nor the third nymphal instar. Adults survival on 'Red Delicious' fruit was significantly lower when reared from the first instar or third instar than when reared from fifth instar nymphs (Chi-2 test:  $X^2 = 36,190$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0.0001$ ; Figure II.2B). Adult survival on rearing diet was not different when nymphs were reared from the first, third or fifth instar (Chi-2 test:  $X^2 = 0,296$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.8626$ ; Figure II.2B).

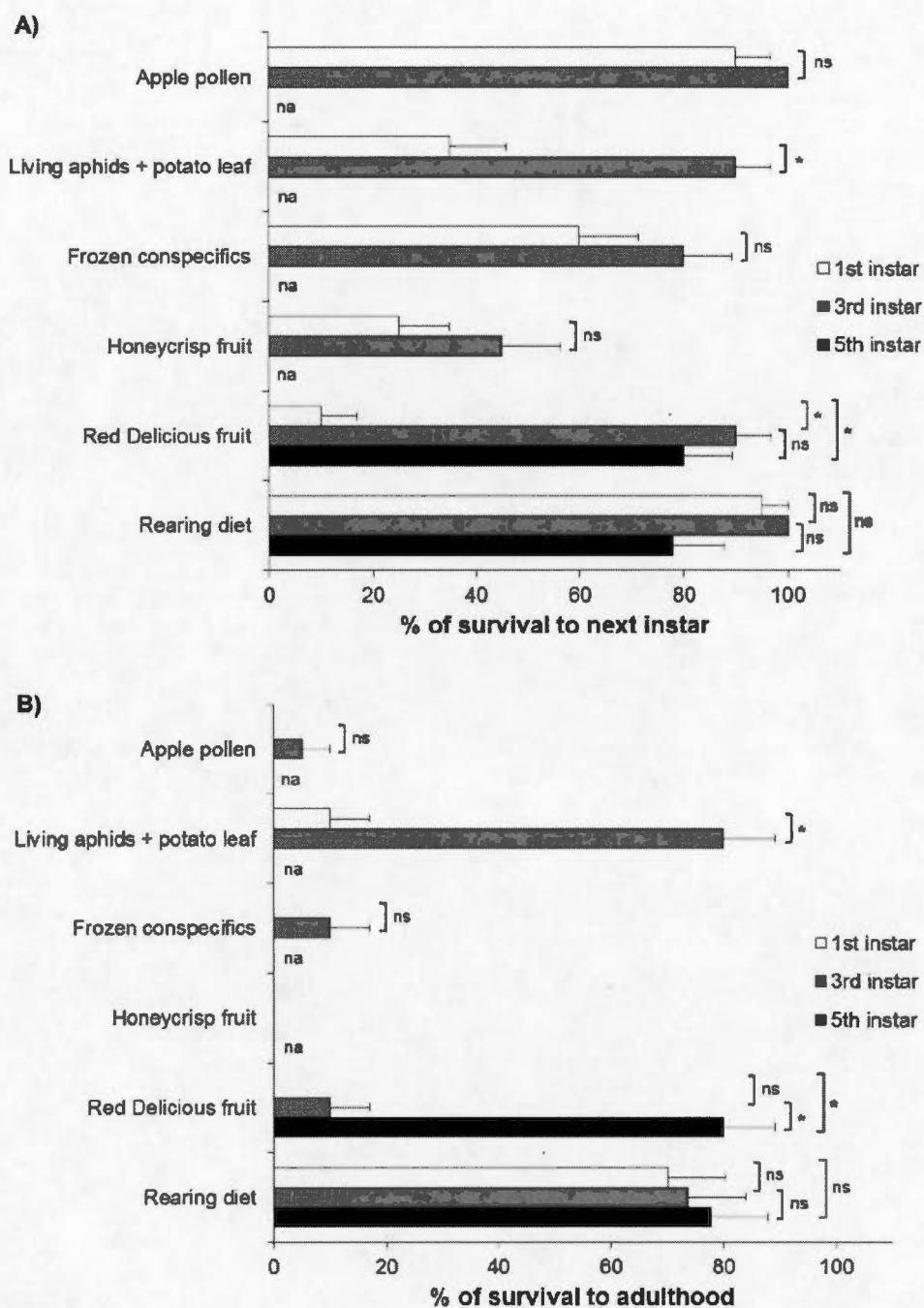


Figure II.2. A) Percentage of nymphs surviving and reaching the next nymphal instar (experiments began with first, third or fifth nymphal instar from the permanent rearing).

For each diet, an asterisk indicates that the percentage survival to the next instar for nymphs reared from the first, third and/or fifth nymphal instar was significantly different (Chi-2 test,  $p > 0.05/m$ ). B) Percentage of nymphs surviving to adulthood (experiments began with first, third or fifth nymphal instar from the permanent rearing). For each diet, an asterisk indicates that the percentage of adults reared from first, third and/or fifth nymphal instars was significantly different (Chi-2 test,  $p > 0.05/m$ ). The fifth nymphal instar was only been tested for 'Red Delicious' fruit and rearing diet.

#### II.5.2.3. Development index

For the first nymphal instar (Figure II.3A), development index was significantly higher on rearing diet than on other diets (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 68.6814$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0.0001$ ).

For the third nymphal instar (Figure II.3B), the index was significantly higher on rearing diet and living aphids + potato leaf, than on 'Red Delicious' fruit, frozen conspecifics and apple pollen, and was smaller on 'Honeycrisp' fruit (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 59.1311$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0.0001$ ).

For the fifth nymphal instar (Figure II.3C), the index was not different on rearing diet than on 'Red Delicious' fruit (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.0274$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0.8685$ ).

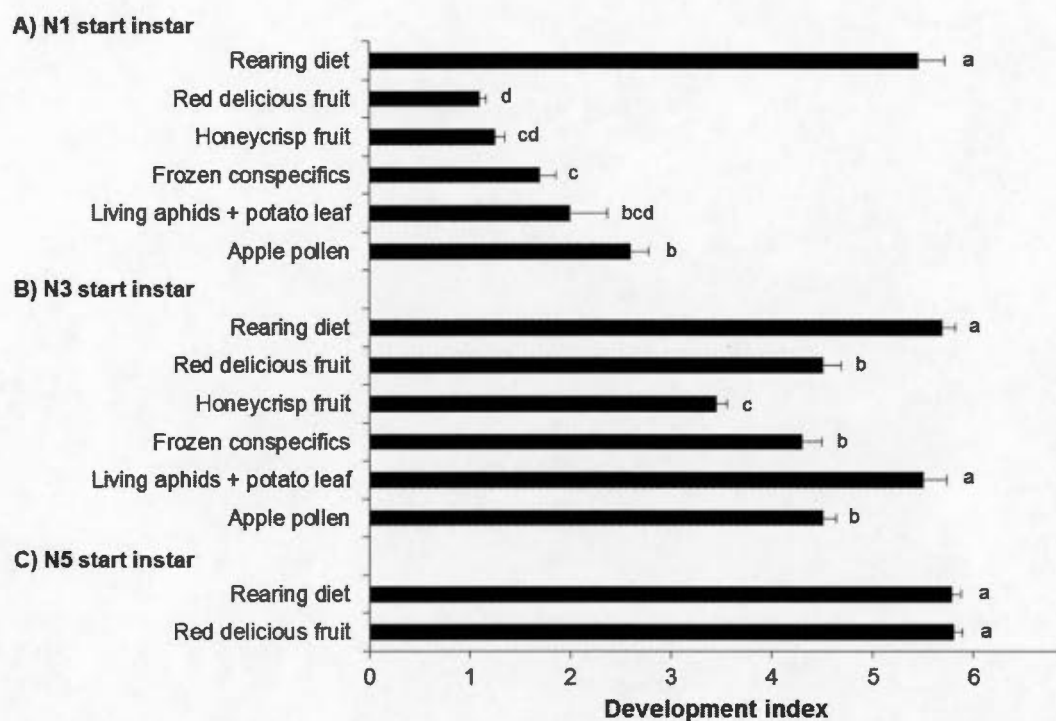


Figure II.3. Development index ( $\pm$  SE) of mullein bugs reared from A) first nymphal instar, B) third nymphal instar, and C) fifth nymphal instar using different diets. For each instar, diets with the same letters are not significantly different (Wilcoxon/Kruskal-Wallis test,  $p < 0.05$ ; Steel-Dwass test,  $p < 0.05$ ).

## II.6. Discussion

The different diets had different values for the zoophytophagous mullein bug. The diets could be classified either as *high-quality* diets (>50% adults, shorter developmental time, bigger adults and high development index), *medium-quality* diets (30-50% adults, high development index), *low-quality diets* (<30% adults, longer developmental time and medium development index) or *inappropriate* diets (when no nymphs reached adulthood). The first hypothesis that mixed diets constitute the optimal diet for nymph's development, followed by animal diets and plant diets was not supported.

Concerning the plant diets, apple fruit, apple leaf and potato leaf were *inappropriate* diets and had the same value as that of agar gel (control). Aubry *et al.* (2011) also found that first instar nymphs of *C. verbasici* were unable to develop on apple fruit regardless of the cultivar. Similar results have been found with other zoophytophagous insects (Hemiptera: Miridae) on tomato leaves: *Dicyphus tamaninii* Wagner (Lucas et Alomar, 2001), *D. hesperus* (Gillespie *et al.*, 1999) and *Macrolophus melanotoma* Costa (Kaspar, 1982; Gillespie *et al.*, 1999). However, Perdakis and Lykouressis (2000) reported that *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) survived on different plant leaves, including tomato leaves. Nevertheless, 10-20% nymphs were able to moult to the second instar without any food source. It is therefore possible that first instar nymphs had either enough reserves to moult to the following instar or could survive on water only, as hypothesised by Lucas and Alomar (2001) with *D. tamaninii*. Mullein leaf (summer host) was a *low-quality* diet to reach adulthood but was an excellent diet for younger nymphs as 80% reached the second instar compared to 15% on apple leaf (spring host). Similarly, *D. hesperus* nymphs were able to complete their development on mullein alone, but not on the leaves of several other plant species (McGregor *et al.*, 1999; Sanchez *et al.*, 2004). The mullein leaf may contain some nutrients unavailable in the potato leaf (laboratory rearing host) and the apple leaf and fruit (spring host). Apple pollen was an *inappropriate* diet and all nymphs died before reaching the fifth instar. Pollen is rich in proteins, lipids, carbohydrates, and minerals,

and consequently it is one of the most nutritious non-prey food sources for omnivorous predators (Jervis *et al.*, 1996; Lundgren, 2009). However, a supplemental source of water is necessary for maximum fitness when pollen is the sole nutriment (De Clercq *et al.*, 2005; Michaud et Grant, 2005). No nymphs reached adulthood when reared on apple pollen only although water was provided. On the other hand, apple fruit + apple pollen was a *medium-quality* diet. Bartlett (1996) found that 95% of nymphs reached adulthood when fed on apple pollen + apple leaf, but used young nymphs collected in orchards that were probably older than first instar nymphs (24-48h). Nymphs probably found water and other nutrients in plant tissue (e.g. apple fruit or apple leaf) to supplement apple pollen.

Concerning the animal diets, lepidopteran eggs constituted a *medium-quality* diet. In the literature, eggs of *E. kuehniella* represent a high-quality food source for different insect predators (De Puyssseleyr *et al.*, 2013). However, a diet composed of lepidopteran eggs must be supplemented with other resources to maximise development to adulthood. For example, only 6% of the mirid *D. hesperus* developed to adults when fed solely on *E. kuehniella* eggs; if both *E. kuehniella* eggs and tomato leaves were provided, 97% of nymphs reached adulthood (Gillespie et McGregor, 2000). In our study, frozen aphids were a *low-quality* diet. Similar results were obtained when nymphs were reared on living aphids, despite the presence of plant support. Frozen spider mites (natural prey in the orchard) were an *inappropriate* diet. Our observations indicate that live motile forms were consumed more often by nymphs than frozen spider mites (personal observations). Moreover, Smith and Borden (1991) reared *C. verbasci* with living *T. urticae* on seedlings. Furthermore, Provost *et al.* (2006) showed that prey suitability was affected by prey mobility for a coccinellid. In our study, frozen conspecifics were an *inappropriate* diet. However, food quality has been identified as a significant factor in the occurrence of cannibalism (Fox, 1975; Joyner et Gould, 1987; Polis, 1981). Castane *et al.* (2002) suggested that if cannibalism is a response to some deficiency, it may disappear once the necessary nutrients are acquired.



The *high-quality* rearing diet was composed of water, plant tissues (potato leaf), protein-rich components (apple pollen and *Ephestia* eggs) and preys (living *M. euphorbiae*). Uiterdijk *et al.* (1997) showed that mullein bug development was slower when *Sitotroga* eggs were removed from the rearing diet because younger instars handle these eggs much more easily than preys. In our mixed diet composed of living aphids + potato leaf, only 10% of nymphs reached adulthood and most mortality occurred at the first nymphal instar. Uiterdijk *et al.* (1997) observed that young *C. verbasici* nymphs had some difficulty to survive in the presence of living aphids on potato plants. The authors noted that some aphids kicked away mullein bug nymphs. This could explain our results although *C. verbasici* is a predator of aphids. All three mixed diets sustained the development to adulthood. Moreover, apple fruit + apple pollen being a *medium-quality* diet, apple pollen could be used as a substitute for preys when these are scarce.

Our second hypothesis – that older instars have a better development and higher survival than younger instars on low quality diets – was supported with most diets. The suitability of the different diets tested increased as the nymphal instars increased. Apple pollen and frozen conspecifics, *inappropriate* diets for the first nymphal instar, were *low-quality* diets for the third instar. Living aphids + potato leaf, a *low-quality* diet for the first nymphal instar, became a *high-quality* diet for the third nymphal instar. ‘Red Delicious’ fruit constituted an *inappropriate* diet for the first instar, but a *low-quality* diet for the third instar and a *high-quality* diet for the fifth nymphal instar. ‘Honeycrisp’ fruit constituted an *inappropriate* diet regardless of nymphal instar (first or third). The *high-quality* value of the rearing diet did not change when nymphs were reared starting with first, third or fifth instars. Our results suggest that older nymphs will develop and survive on ‘Red Delicious’ fruit in the field, when pollen or preys are unavailable, but not on ‘Honeycrisp’ fruit. It is possible that older nymphs had some nutritional reserves, as they had been reared on the same diet in the laboratory during previous instars. However, ‘Honeycrisp’ fruit, which has low susceptibility to mullein bug

damage, didn't allow development to adulthood despite the fact that previous instars have been reared in the same conditions. 'Red Delicious' is not only a susceptible cultivar to damage (Thistlewood *et al.*, 1989) but can also sustain development of older instars to adulthood. Previous studies showed that arthropod preys are necessary for younger mullein bug nymphs, but not for older instars that have been fed prey in their early instars (McMullen et Jong, 1970; Niemczyk, 1978). Similarly, our results showed that third instar nymphs can reach adulthood when fed on a plant diet without animal resources (e.g. apple pollen or 'Red Delicious' fruit). However, adult survival is higher when preys are present as living aphids + potato leaf was a *high-quality* diet for third instar.

Among omnivorous insect species, phytophagy or zoophagy can be opportunistic (e.g. compensation for nutritional deficiencies) or necessary (e.g. essential nutrients for development) (Alomar, 2007). The poor development of mullein bug fed with *low-quality* diets may be explained by the lack or the insufficient levels of some nutritional components in each diet, or by an inefficient use of the nutrients in the food source. All of the animal diets included in our study (except frozen spider mites) provided more than 50% survival of the second instar, suggesting that a basal level of plant feeding is required to sustain vital functions in younger *C. verbasci* nymphs. According to our results which demonstrate that phytophagy is associated with lesser performance for nymphal development (e.g. longer developmental time, smaller adults), *C. verbasci* may be considered as zoophytophagous (according to Fauvel, 1999) rather than phytozoophagous (Strawinski, 1964). However, even if plant diets are of *low-quality* (except apple fruit + apple pollen), they can function as an egg-laying substrate and can also serve as a source of moisture and supplementary nutrients for predatory heteropterans (Coll, 1998; Coll et Guershon, 2002; Dolling, 1991; Riudavets et Castane, 1998; Wheeler, 2001).

This study provides new information on the nutritional ecology of the mullein bug. In apple orchards, the first generation hatches in the spring on apple trees and nymphs have the opportunity to feed on apple fruit supplemented by apple pollen or prey to reach adulthood. In the summer, the nymphs of the subsequent generations live on mullein plant and can only consume mullein leaves to reach adulthood. In laboratory rearing conditions, nymphs can reach adulthood on diets composed of lepidopteran eggs or aphids only. However, a whole mixed diet (composed of water, plant tissues, protein-rich components and preys) is required to maximise the developmental success of the insect. Finally, assessing the value of the different resources for *C. verbasci* has direct implications for the potential use of food supplements in biological control programmes or in laboratory rearing (e.g. replacement of potato plants by mullein).

## II.7. Acknowledgements

We are grateful to Caroline Belle, Mathieu Ratelle and David Chouinard for their technical assistance and Jonathan Veilleux for revision of the manuscript. We also thank two anonymous reviewers for valuable comments on this manuscript. This work was supported by the Programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ, Quebec, Canada) under grant (number 806160) to E. Lucas.

CHAPITRE III

INFLUENCE DU CULTIVAR DE POMMIER ET DE L'INTÉGRITÉ DU FRUIT  
SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA PUNAISE OMNIVORE *CAMPYLOMMA*  
*VERBASI* (HEMIPTERA : MIRIDAE)

Olivier Aubry<sup>1</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup>, Gerald Chouinard<sup>2</sup> et Eric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P.  
8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Qc, Canada H3C 3P8*

<sup>2</sup> *Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, 335 rang des  
vingt-cinq est, St-Bruno-de-Montarville, Qc, Canada J3V 0G7*

### III.1. Résumé

La punaise de la molène, *Campylomma verbasci* (Hemiptera : Miridae), est un miride omnivore qui engendre des dommages suite aux piqûres des larves sur les jeunes pommes en développement. Le but de cette étude était d'évaluer la capacité de *C. verbasci* à se développer 1) sur différents cultivars de pommes (comparé à l'alimentation d'élevage) et 2) sur des pommes dont l'intégrité de l'épiderme était altérée. Les essais ont été réalisés dans des boîtes de Petri, inspectées quotidiennement afin de suivre le développement et la survie des larves de *C. verbasci* jusqu'à la mort ou au passage à l'état adulte. 1) Aucune larve n'a survécu au-delà du stade 2 quel que soit le cultivar, comme sur l'agar seul. 2) Le temps de survie sur pommes coupées ( $9,5 \pm 1,8$  jours) et sur la diète d'élevage ( $12,2 \pm 0,7$  jours) était significativement plus grand que sur les autres traitements, mais l'indice de développement était significativement plus faible sur pommes coupées que sur la diète d'élevage. Sur pommes entières et pommes piquées préalablement par des larves de stade 5, aucune larve n'a survécu au-delà du stade 2. Sur pommes piquées (aiguille 000), une seule larve a atteint le stade 3. Sur pommes coupées, 25% des larves ont atteint le stade 5. Aucune larve ne s'est développée en adulte sur ces traitements. Sur la diète d'élevage, 70% des larves ont atteint le stade adulte. *C. verbasci* est incapable de se développer jusqu'au stade adulte, quel que soit le cultivar et l'intégrité de l'épiderme de la pomme.

Mots-clés : *Campylomma verbasci*, Heteroptera, Miridae, développement, survie, diète, intégrité de l'épiderme, piqûre

### III.2. Abstract

The mullein bug, *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae), is an omnivorous mirid which can produce damage when the larval instars feed on apple fruits. The aim of this study was to evaluate the capacity of *C. verbasci* to develop 1) on different apple cultivars (compared with the rearing diet) and 2) on apple whose epidermis integrity was altered. The trials were carried out in Petri dishes daily inspected until bug mortality or until they reach adult stage. 1) No nymph reached second instar whatever apple cultivar was tested. 2) The survival time on cut apples ( $9,5 \pm 1,8$  days) and on the rearing diet ( $12,2 \pm 0,7$  days) were significantly higher than on the other treatments. The development index was significantly lower on cut apples than on the rearing diet. No nymph reached the third instar on apple fruit and on apple punctured (by fifth instar). One nymph reached the third on apple punctured (by needle 000). 25% of nymphs reached the fifth instar on cut apples. No nymph reached adulthood on this treatment. 70% of the nymphs reached adulthood on the rearing diet. *C. verbasci* was unable to grow to adulthood, regardless of the cultivar and the epidermis integrity of the apple.

Keywords : *Campylomma verbasci*, Heteroptera, Miridae, development, survival, diet, epidermis integrity, puncture



### III.3. Introduction

La punaise de la molène, *Campylomma verbasci* Meyer (Hemiptera : Miridae), originaire d'Europe, est un ravageur sporadique en vergers de pommiers en Amérique du Nord (Kelton, 1982; Thistlewood, 1986; Thistlewood *et al.*, 1989b). Ce miride omnivore est aussi considéré comme un prédateur important dans certaines régions, en se nourrissant de différentes espèces de petits arthropodes, incluant des acariens, des pucerons, des psylles et des thrips (Collyer, 1953, McMullen et Jong, 1970, Niemczyk, 1978, Thistlewood, 1986, Reding *et al.*, 2001). Il y a deux générations par année au Québec et la seconde génération se développe sur des hôtes herbacés, en particulier sur la molène (*Verbascum thapsus* L.) (McMullen et Jong 1970, Thistlewood *et al.*, 1990). Au début de l'automne, les adultes migrent sur les arbres (généralement de la famille des Rosacées) où les femelles pondent les œufs hivernants (Smith et Borden, 1990; McBrien *et al.*, 1994, Reding et Beers, 1996). L'éclosion coïncide habituellement avec la période de la floraison des pommiers et est dépendante de la température (Smith, 1989). Les larves se nourrissent sur les jeunes pommes en développement entraînant la formation de cicatrices liégeuses sur les variétés sensibles, tels que les cultivars « Délicieuse » (Thistlewood *et al.*, 1989b), entraînant un déclassement de ces fruits à la récolte. Seules les larves de la génération hivernante causent des dommages aux fruits (Boivin et Stewart, 1982b; Reding et Beers, 1996). La plus grande partie des dommages a lieu pendant la période de la floraison (avant que les fruits aient atteints 13 mm) (Reding *et al.*, 2001). Il est possible qu'à cette dimension les pommes soient trop développées (larges et dures) pour être mécaniquement endommagées par les jeunes larves (Boivin et Stewart, 1982b).

Le but de la présente étude était d'évaluer la capacité de *C. verbasci* à se développer 1) sur différents cultivars de pommes et 2) sur des pommes dont l'intégrité de l'épiderme était altérée, comparativement à l'alimentation d'élevage (végétale et animale).

### III.4. Matériel et méthodes

Toutes les punaises de la molène utilisées dans cette étude provenaient d'un élevage permanent sur plants de pomme de terre (*Solanum tuberosum* var. Norland) infestés de pucerons *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera : Aphididae) en présence de pollen, d'œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae) et d'eau sucrée. La chambre de croissance était maintenue à 23°C et 60% HR avec une photopériode de 16L : 8N.

L'étude consistait à élever des larves de stade 1 dans des boîtes de Petri (Ø 10 cm) contenant une jeune pomme en développement (7-9 mm) dans un gel d'agar. De l'eau était disponible en permanence. Dans une première expérience, huit cultivars de pommes ont été testés : Délicieuse, Honeycrisp, Lobo, Royal Cortland, Golden Russet, Marshall McIntosh, Imperial McIntosh et McIntosh (lignée standard); ainsi qu'un traitement constitué d'agar seul (témoin négatif) et un autre de l'alimentation d'élevage (témoin positif : feuilles de pomme de terre, pucerons, œufs de lépidoptères et pollen). Dans une seconde expérience, l'intégrité du fruit a été testé sur les traitements suivants (cultivar Délicieuse) : pommes entières (témoin négatif), pommes piquées manuellement avec une aiguille entomologique 000 (2 mm) (représentant la possibilité d'exploiter des piqûres d'autres insectes), pommes mises en présence d'une larve âgée de punaise (stade 5) pendant 24h (exploitation de piqûres faites par des conspécifiques), pommes coupées en deux (la partie coupée étant disponible pour la larve); un dernier traitement correspondait à l'alimentation d'élevage (témoin positif). Le développement et la survie des larves étaient suivis quotidiennement jusqu'à la mort de la larve ou le passage au stade adulte. Un indice de développement a été calculé à partir de la moyenne d'une valeur attribuée à chaque stade de développement de la punaise (L1 = 1; L2 = 2; ... adulte = 6). Le temps de survie total ainsi que l'indice de développement ont été analysés à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis, suivi d'un test de comparaison multiple. Le pourcentage de larves ayant changé de stade a été analysé

à l'aide d'un test de  $\chi^2$ . Le temps de développement moyen a été analysé à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

### III.5. Résultats

#### III.5.1. Expérience 1.

Le temps de survie total était significativement plus grand sur l'alimentation d'élevage que sur les autres traitements ( $\chi^2 = 70,8980$ ;  $dl = 9$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figure III.1A). L'indice de développement était significativement plus grand pour l'alimentation d'élevage que pour les cultivars et le témoin négatif (agar) ( $\chi^2 = 104,4623$ ;  $dl = 9$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figure III.1B). Les pommes avaient la même valeur que l'agar.

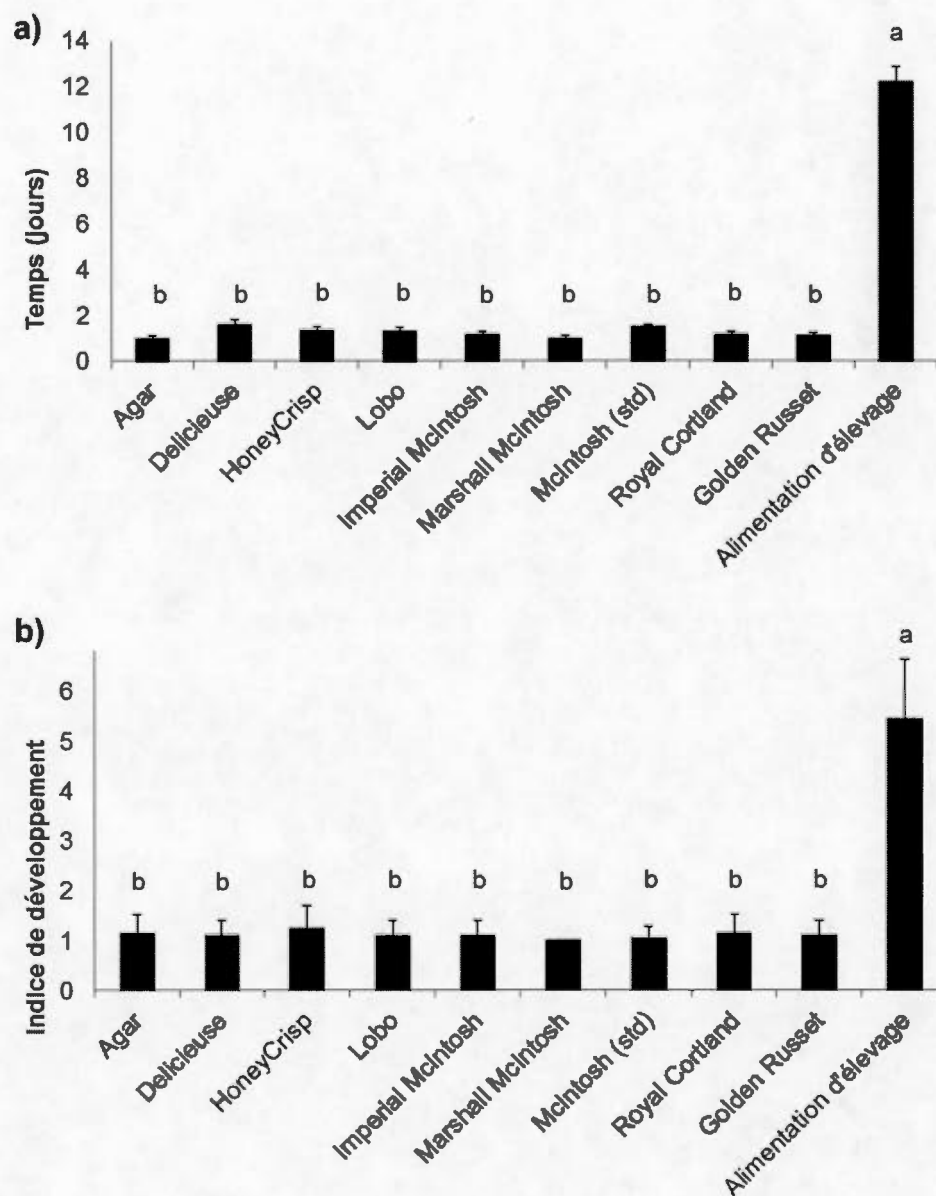


Figure III.1. A) Temps de développement ( $\pm$ erreur-type) et B) indice de développement ( $\pm$ écart-type) des punaises de la molène par traitement (expérience 1). Une lettre différente indique une différence significative.

### III.5.2. Expérience 2

Plusieurs larves de stade 1 ont été observées en train de piquer dans les trous faits à l'aide de l'aiguille 000. Le temps de survie total sur l'alimentation d'élevage ( $12,2 \pm 0,7$  jours) et sur pommes coupées ( $9,5 \pm 1,8$  jours) était significativement plus grand que sur pomme entière ( $1,6 \pm 0,2$  jours), sur pomme piquée 000 ( $1,9 \pm 0,5$  jours) et sur pomme piquée L5 ( $1,9 \pm 0,2$  jours) ( $\chi^2 = 45,1342$ ;  $dl = 4$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figure III.2A). L'indice de développement sur l'alimentation d'élevage était significativement plus grand que pour les quatre autres traitements; celui sur pommes coupées et sur pommes piquées (L5) étaient significativement plus grand que celui sur pommes entières et sur pommes piquées (000) ( $\chi^2 = 28,7069$ ;  $dl = 3$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figure III.2B). Le pourcentage de larves qui ont atteint le stade 2 sur pomme entière n'était pas différent de celui sur pomme piquée (aiguille 000) ( $\chi^2 = 0,230$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,6316$ ), mais différent pour les pommes piquées (L5) ( $\chi^2 = 19,052$ ;  $dl = 1$ ;  $p < 0,0001$ ) et pour les pommes coupées ( $\chi^2 = 14,024$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0002$ ) (Figure III.3A). Le pourcentage de larves ayant changé de stade sur l'alimentation d'élevage était significativement plus grand que le pourcentage de larves sur pommes coupées ayant atteint le stade 2 ( $\chi^2 = 6,194$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0128$ ), le stade 3 ( $\chi^2 = 7,792$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0052$ ), le stade 4 ( $\chi^2 = 9,521$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0020$ ) et le stade 5 ( $\chi^2 = 19,052$ ;  $dl = 1$ ;  $p < 0,0001$ ). Le temps moyen de développement au stade 2 sur pomme entière n'était pas différent de celui sur pommes piquées manuellement (aiguille 000) ( $\chi^2 = 0,4571$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,4990$ ), ni pour les pommes piquées par une larve (L5) ( $\chi^2 = 1,6667$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,1967$ ), mais différent pour les pommes coupées ( $\chi^2 = 3,7019$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,05$ ) (Figure III.3B). Le temps de développement des larves au stade 1 n'a pas été analysé car la date de l'éclosion était inconnue. Sur pomme piquée (aiguille 000), la larve ayant atteint le stade 3 a survécu 6,5 jours. Sur pommes coupées, les larves ont passé  $2,1 \pm 0,1$  jours au stade 2,  $3,9 \pm 0,4$  jours au stade 3,  $4,9 \pm 0,6$  jours au stade 4 et  $4,5 \pm 1,5$  jours au stade 5 (Figure III.3B). Le temps moyen de développement sur pommes coupées était significativement plus grand de celui sur l'alimentation d'élevage au stade 2 ( $\chi^2 = 9,1600$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0025$ ),

au stade 3 ( $\chi^2 = 10,0619$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0015$ ), au stade 4 ( $\chi^2 = 8,2107$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,0042$ ), mais pas au stade 5 ( $\chi^2 = 0,1699$ ;  $dl = 1$ ;  $p = 0,6802$ ) (Figure III.3B). Sur l'alimentation d'élevage, les larves ont passé  $3,2 \pm 0,4$  jours au stade 2,  $3,9 \pm 0,4$  jours au stade 3,  $4,9 \pm 0,6$  jours au stade 4 et  $4,5 \pm 1,5$  jours au stade 5 (Figure III.3B).



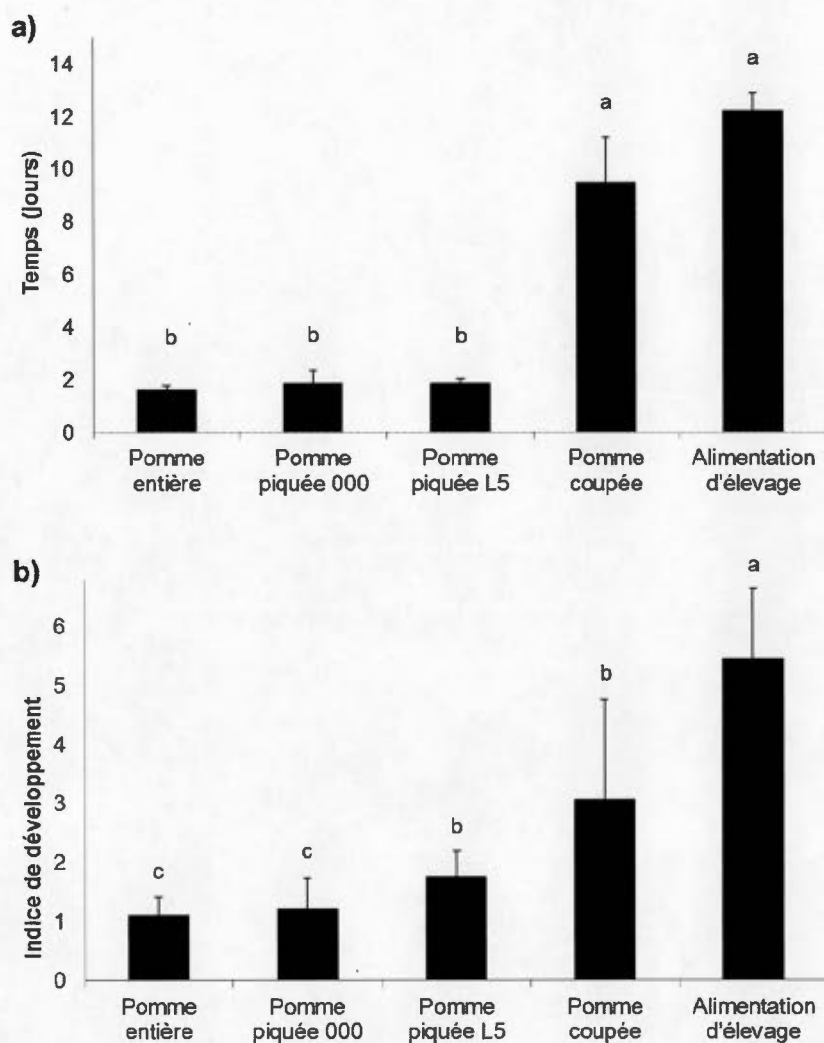


Figure III.2. A) Temps de développement ( $\pm$ erreur-type) et B) indice de développement ( $\pm$ écart-type) des punaises de la molène par traitement (expérience 2). Une lettre différente indique une différence significative.

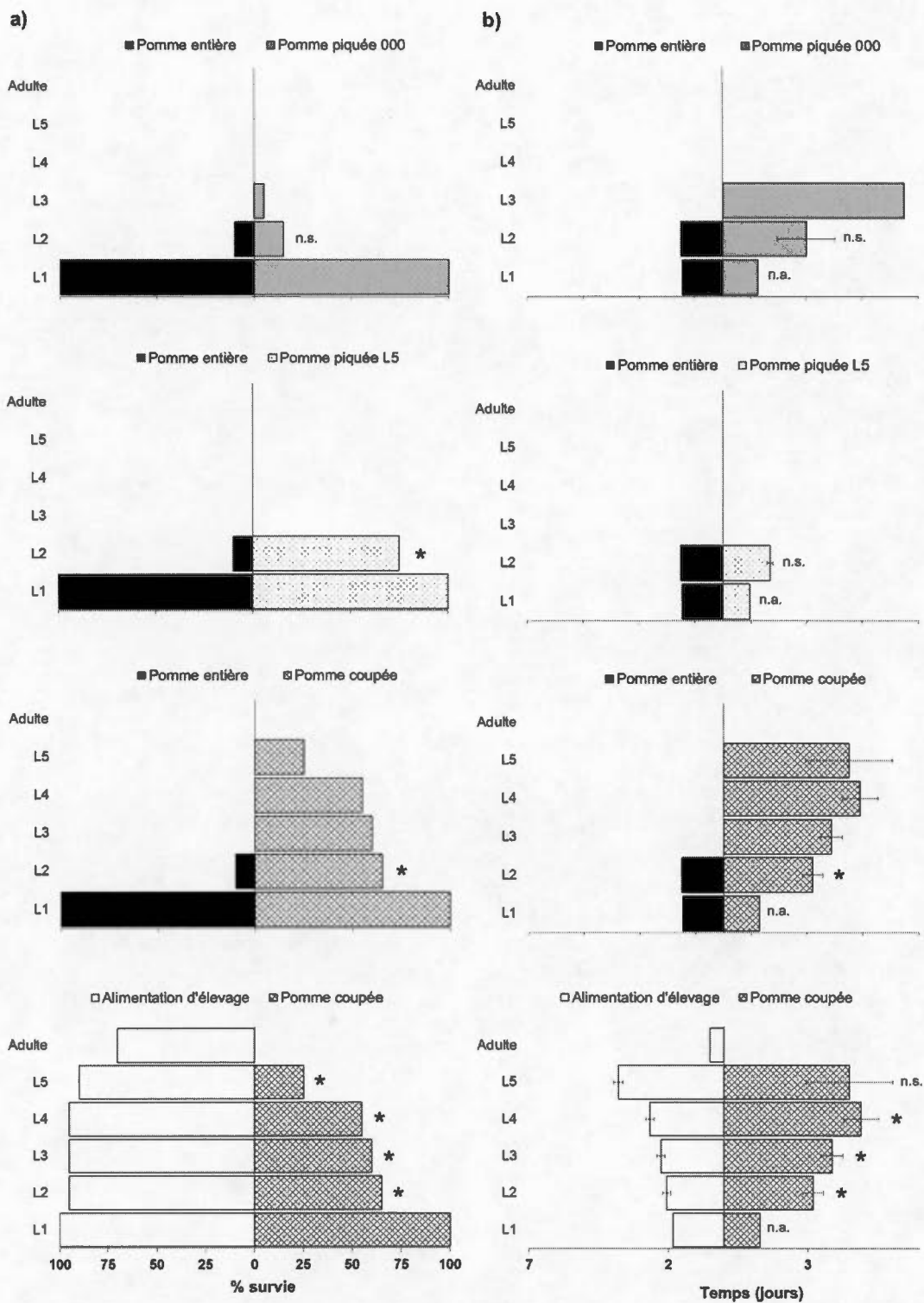


Figure III.3. A) % de punaises de la molène ayant changé de stade et B) temps moyen de survie des larves de punaise de la molène à chaque stade ( $\pm$ erreur-type). Un astérisque \* indique une différence significative (n.s. = non significatif, n.a. = non applicable).

### III.6. Discussion

La punaise de la molène a été incapable de se développer et de survivre jusqu'au stade adulte sur une alimentation composée uniquement de pommes, quel que soit le cultivar, ou d'agar. Les fruits sont une ressource de faible qualité comparativement aux régimes alimentaires animaux (Lucas et Alomar, 2001). Ces mêmes auteurs ont montré que *Dicyphus tamaninii* Wagner (Hemiptera : Miridae) est capable de se nourrir sur des tomates, mais que le temps de développement est plus long et les adultes sont plus chétifs. Cependant, en terme de dommages aux fruits, certains cultivars de pommiers sont plus sensibles que d'autres (Thistlewood *et al.*, 1989b). Mais nos résultats montrent que cette sensibilité des cultivars n'est pas liée à leur qualité nutritive pour le développement de la punaise. Cependant, les dommages résultent de piqûres de nutrition des larves de première génération (Boivin et Stewart, 1982b; Reding et Beers, 1996; Reding *et al.*, 2001). Certains auteurs suggèrent que l'acquisition d'eau serait la fonction principale de la phytophagie. En effet, Gillespie et McGregor (2000) ont montré que la phytophagie ou l'accès à d'autres sources hydriques est nécessaire pour la consommation de proies, la croissance et le développement chez *D. hesperus* (Hemiptera : Miridae).

Cependant, nous avons montré que les jeunes larves de *C. verbasici* étaient incapables d'exploiter les piqûres (mécaniques ou de conspécifiques) déjà existantes sur le fruit pour se développer jusqu'au stade adulte. Boivin et Stewart (1982b) suggèrent que les pommes sont probablement trop développées après la nouaison pour être mécaniquement endommagées. Il est probable que les pommes sont également trop

développées pour que les jeunes larves puissent insérer leurs stylets à travers l'épiderme et donc se nourrir. Cependant, lorsque des pommes coupées ont été fournies aux jeunes larves de punaises, 60% ont été capables de se développer jusqu'au stade 3 et 25% au stade 5. Les larves de *C. verbasco* sont donc capables d'aller chercher des ressources nutritives à l'intérieur des pommes à des endroits inaccessibles à leurs stylets lorsqu'elles piquent un fruit entier. Les pommes coupées ont une valeur nutritive bien supérieure à celle des pommes entières, même si aucune larve ne s'est développée en adulte. Plusieurs hypothèses peuvent être soulevées pour tenter d'expliquer nos résultats sur pommes coupées : 1) l'épiderme empêche mécaniquement les larves d'atteindre les composés dont elles ont besoin dans les pommes; 2) les larves s'alimentent sur les embryons (riches en protéines) et non dans la partie charnue du fruit (riche en sucres et eau) et 3) l'oxydation de la pomme pourrait permettre aux larves de se nourrir.

### III.7. Conclusions

Le développement jusqu'au stade adulte de jeunes larves de *C. verbasco* alimentées sur pommes est impossible, quel que soit le cultivar et l'intégrité de l'épiderme de la pomme. La punaise a donc besoin d'une alimentation plus variée pour compléter son développement jusqu'au stade adulte.

### III.8. Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier Caroline Belle et Mathieu Ratelle pour leur aide technique. Cette étude a été réalisée grâce à une subvention du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire).

## CHAPITRE IV

### PHYTOPHAGY BY THE MULLEIN BUG ON APPLE FRUITS: FEEDING BEHAVIOR AND FRUIT DAMAGE

Olivier Aubry<sup>1</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup>, Gerald Chouinard<sup>2</sup> et Eric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P.  
8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Qc, Canada H3C 3P8*

<sup>2</sup> *Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, 335 rang des  
vingt-cinq est, St-Bruno-de-Montarville, Qc, Canada J3V 0G7*

#### IV.1. Résumé

La punaise de la molène, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), est un prédateur bénéfique zoophytophage des acariens et pucerons dans les vergers, mais également un ravageur causant des dommages lorsqu'il se nourrit sur les pommes. Le but de cette étude était d'évaluer trois paramètres différents sur la phytophagie de la punaise de la molène, à la fois en laboratoire (comportement phytophage) et sur le terrain (dommages aux fruits) : 1) les cultivars de pommes, 2) la taille des fruits, et 3) les stades larvaires. En laboratoire, les larves étaient observées individuellement pendant 15 min dans des boîtes de Petri contenant un gel d'agar et une jeune pomme afin de déterminer les piqûres de nutrition sur quatre cultivars de pommes, quatre tailles de fruit et cinq stades larvaires différents. En verger, des larves ont été encagées à la floraison dans des manchons en mousseline afin d'évaluer les dommages sur les fruits en développement. Les essais ont été effectués sur sept cultivars de pommes ainsi qu'avec trois stades larvaires sur le cultivar "Délicieuse rouge". Les piqûres de nutrition en laboratoire étaient plus nombreuses sur "Délicieuse rouge" que sur "Honeycrisp"; les dommages aux fruits en verger ne différaient pas entre les cultivars à mi-saison, mais étaient plus nombreux sur "Délicieuse rouge" que sur "Lobo" et "Marshall McIntosh" à la récolte. Les piqûres de nutrition en laboratoire étaient plus nombreuses pour la taille de fruit 7-9 mm que 18-20 mm sur "Délicieuse rouge", mais pas sur "Honeycrisp". Le nombre de piqûres de nutrition (en laboratoire) faites par les larves de stade 5 étaient plus nombreuses que celles faites par les larves plus jeunes, mais les dommages aux fruits (en verger) ne différaient pas entre les stades larvaires. Ces résultats vont aider à élaborer une charte de gestion de cet insecte en minimisant les risques et en favorisant son rôle d'agent de lutte biologique.

Mots-clés : Hemiptera, Heteroptera, Miridae, *Campylomma verbasci*, punaise miride, omnivorie, phytophagie, pomme.



#### IV.2. Abstract

The zoophytophagous mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), is a beneficial predator of mites and aphids in orchards, but also a pest causing damage when feeding on apple fruit. The aim of this study was to evaluate three different parameters of the phytophagy of the mullein bug both in laboratory (phytophagous behavior) and in the field (fruit damage): 1) apple cultivars, 2) fruit sizes, and 3) nymphal instars. In the laboratory, nymphs were observed individually during 15 min in Petri dishes containing agar gel and an apple fruitlet to evaluate feeding punctures of four apple cultivars, four fruit sizes and five nymphal instars. In the orchard, nymphs were caged at bloom in sleeve cages to evaluate damage on developing fruit of seven apple cultivars and three nymphal instars on 'Red Delicious'. The feeding punctures in the laboratory were higher on 'Red Delicious' than on 'Honeycrisp'; fruit damage in the orchard did not differ among cultivars at mid-season, but was higher on 'Red Delicious' than on 'Lobo' and 'Marshall McIntosh' at harvest. The feeding punctures in laboratory were higher for fruit size 7-9 mm than 18-20 mm on 'Red Delicious', but not on 'Honeycrisp' fruit. The number of feeding punctures in the laboratory made by the fifth nymphal instar was higher than those made by younger nymphs, but fruit damage in the orchard did not differ among nymphal instars. Our results will help to elaborate a management chart of this insect by minimizing risks and favoring its advantage as a biocontrol agent.

**Keywords :** Hemiptera, Heteroptera, Miridae, *Campylomma verbasci*, plant bug, omnivory, phytophagy, apple.

### IV.3. Introduction

The mullein bug, *Campylomma verbasici* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), is a plant-feeding predator or zoophytophagous (Fauvel, 1999; Aubry *et al.*, 2015). As zoophagous, this mirid is an important predator of mites, aphids, thrips and pear psylla in orchards (McMullen et Jong, 1970; Thistlewood et Smith, 1996). As phytophagous, it is considered as a pest, causing damage to apple fruit in North America (Ross et Caesar, 1920; Pickett, 1938; McMullen et Jong, 1970; Boivin et Stewart, 1982b; Kelton, 1982; Thistlewood *et al.*, 1989b; Kain et Agnello, 2013). Newly emerged nymphs damage apple by puncturing the developing fruitlets inducing a physiological reaction that produces a warty protuberance (Thistlewood *et al.*, 1989b). Numerous feeding punctures can elicit serious fruit malformation and downgrading (MacPhee, 1976; Smith et Borden, 1991). The nymphs also feed on plant juices, pollen, and nectar (Thistlewood et Smith, 1996). Mullein bug is present in apple orchards at bloom because it overwinters as an egg on woody plants of the family Rosaceae (McMullen et Jong, 1970).

Some authors found that the severity of damage varies greatly with cultivar, even when a similar number of nymphs are present at the critical stage, during bloom (Pickett, 1938; Thistlewood et Smith, 1996). According to the proportion of fruit damage at harvest, ‘Golden Delicious’ and ‘Red Delicious’ are considered the cultivars most susceptible to injury, followed by ‘Empire’, ‘Northern Spy’, ‘Ribston’, ‘Spartan’, ‘Newtown’ and ‘Wagner’ (Pickett, 1938; Hagley et Hikichi, 1973; MacPhee, 1976; MacLellan, 1979; Madsen et Procter, 1982; Thistlewood *et al.*, 1989b; Smith 1991; Smith et Borden, 1991; Reding et Beers, 1996; Thistlewood et Smith, 1996). Injuries can occur on other cultivars (Pickett, 1938; Smith et Borden, 1990; Solymar, 1999), but ‘McIntosh’ is considered to be less susceptible (Boivin et Stewart, 1982b; Smith, 1991; Solymar, 1999), although damage is known to occur (Thistlewood *et al.*, 1989b; Smith, 1991). The susceptibility to damage of other apple cultivars needs investigation, particularly in Quebec.

Field trials with encaged nymphs demonstrated that developing apple fruitlets are the most sensitive to mullein bug injury when feeding punctures are made during bloom, with very few or no damage occurring after fruit reaches 10-13 mm in diameter (Ross et Caesar, 1920; Prokopy et Hubbell, 1981; Boivin et Stewart, 1982b; Schaub *et al.*, 1988; Reding *et al.*, 2001; Kain et Agnello, 2013). One hypothesis to explain the absence of damage later in fruit development is that injury is not expressed because fruit growth occurs through cell expansion (Westwood, 1978). Fruit thinning can also influence mirid injury (Thistlewood et Smith, 1996): merely 3 to 5% of the flowers produced by a full-blooming apple tree are required to produce a full crop, and more than 80% of the fruit fall during development (Abbott, 1984).

Some authors hypothesized that crop susceptibility to *C. verbasici* damage is due to synchrony between mullein bug and apple phenology and that some varieties usually are developed beyond that susceptible stage by the time nymphs are present (Reding *et al.*, 2001; Kain et Agnello, 2013). To test the hypothesis of synchrony, these authors introduced young nymphs simulating the time of infestation (period of egg hatch) in the spring and observed fruit damage at harvest. A delay in egg hatch could explain the lack of damage because most nymphs would not be present when floral structures or fruitlets are susceptible to damage, or because fruit would be less susceptible to damage by some instars. No study has evaluated the effect of different mullein bug nymphal instars on the feeding punctures and damage on apple fruits.

All the previous studies on cultivar susceptibility have compared damage to apples at harvest versus mullein bug populations in early season, especially during bloom. Studies on fruit size susceptibility have compared natural densities or encaged nymphs at specific growth stages (i.e. full bloom, petal fall, 10 mm fruitlets, ...) to apparent damage to apples in orchard. Fruit damage is a consequence of mullein bug feeding punctures. However, the mirid can puncture for feeding without producing fruit damage. Differences reported in the literature for fruit damage according to apple cultivars or growth stages may be related to differences in 1) the fruit drop during

development, 2) the phytophagous behaviour of *C. verbasci* (i.e. different number of feeding punctures) or 3) the physiological reaction to early-season feeding puncture of growing apples (Knight, 1918; Hammer, 1939; Fauvel et Grivaut, 1976; MacLellan, 1979; Thistlewood *et al.*, 1989b; Thistlewood et Smith, 1996).

In this study, we evaluated the phytophagy of the mullein bug both in the laboratory (feeding punctures) and in the orchard (fruit damage). The phytophagy of this insect has always been evaluated by its economic consequence (i.e. fruit damage), thus lacking information about the act of phytophagy itself and the nature of its damage to apples. Hence, if the number of feeding punctures is correlated with the amount of fruit damage for a given cultivar or growth stage, it would mean that susceptibility is due to the number of feeding punctures rather than to a physiological reaction.

Therefore, the aim of this study was to evaluate three different parameters of the phytophagy of the mullein bug both in laboratory (phytophagous behavior) and in the field (fruit damage): 1) apple cultivars, 2) fruit sizes, and 3) nymphal instars.

#### IV.4. Material and methods

##### IV.4.1. Zoophytophagous bugs

Mullein bugs came from a permanent rearing – initiated during the summer 2007 – on potato plants *Solanum tuberosum* L. (var. ‘Norland’) (Solanaceae) infested with potato aphids *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae) and provided with pollen, eggs of the Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) and a honey + water solution. Rearing was conducted in growth chambers maintained at 23°C, 16L: 8D and 60% RH.

#### IV.4.2. Influence of apple cultivar

##### IV.4.2.1. Feeding punctures in the lab

Mullein bug fourth nymphal instars from permanent rearing were starved for 24h and then placed individually in a Petri dish ( $\varnothing = 10$  cm) containing agar gel and a growing apple fruit ( $\varnothing$  7-9 mm) from pesticide-free apple trees. Four apple cultivars were tested: 'Red Delicious', 'Honeycrisp', 'Lobo' and 'Royal Cortland'. Apple fruits were collected from an experimental orchard managed by the Research and Development Institute for the Agroenvironment (IRDA) in Saint-Bruno-de-Montarville, Quebec, Canada (45°35'N, 73°21'W) in 2007 and 2010. Each nymph was observed continuously during 15 min after being placed in the Petri dish. Data were recorded using The Observer® XT 7.0 (Noldus Information Technology). Each treatment was repeated 20 times (using different insects and apples each time). Observations included the area location of the nymph (apple fruit, agar gel and Petri dish) and the behaviour (puncturing, walking, exploring, resting, grooming and other).

##### IV.4.2.2. Fruit damages in the field

Field tests were realized at IRDA's experimental orchard in the summer of 2008 on pesticide-free apple trees. Branches were inspected and manually cleaned of all arthropods before being covered with sleeve cages (20 x 70 cm) installed at the "pink" stage. Manual cross-pollination was done at the beginning of bloom and a few days before introducing the insects. Seven apple cultivars were tested with or without mullein bug nymphs: 'Red Delicious', 'Honeycrisp', 'Lobo', 'Royal Cortland', 'Golden Russet', 'Imperial McIntosh' and 'Marshall McIntosh' (two selections of 'McIntosh'). Our trials included 'Red Delicious', because this cultivar is more susceptible to mullein bug damage than others according to the literature, while the five others cultivars found in Quebec orchards, including two selections of 'McIntosh', are usually less damaged (Boivin et Stewart, 1982b; Smith, 1991; Solymar, 1999).

Three mullein bug nymphs (young instars) per sleeve were introduced at full bloom. Each treatment was repeated 15 times. Growing apple fruits were measured at mid-season (end of June – beginning of July) and observed for mullein bug damage. At harvest (end of August – beginning of September), fruits were measured, weighed and observed again for mullein bug damage. The proportion of fruits aborted (i.e. flowers that did not produce a fruit or have fallen) was evaluated by comparing the number of apples at mid-season and harvest to the number of flowers at bloom.

#### IV.4.3. Influence of fruit size

##### IV.4.3.1. Feeding punctures in the lab

Experimental conditions and observations were as described in section IV.4.2.1. Four sizes of growing apple fruits were tested for two cultivars: 7-9 mm, 10-13 mm and 14-17 mm (cv. 'Red Delicious' and 'Honeycrisp') and 18-20 mm ('Red Delicious' only).

##### IV.4.3.2. Fruit damages in the field

Since earlier studies have already showed that little or no damage occurs after fruitlet reaches 10-13 mm (Ross et Caesar, 1920; Prokopy et Hubbell, 1981; Boivin et Stewart, 1982b; Schaub *et al.*, 1988; Reding *et al.*, 2001; Kain et Agnello, 2013), no field tests were realized on fruit size and published results were used instead for comparisons with our results on feeding puncture in the lab.



#### IV.4.4. Influence of mullein bug nymphal instar

##### IV.4.4.1. Feeding punctures in the lab

Experimental conditions and observations were as described in section IV.4.2.1. ‘Red Delicious’ was chosen because it was the most sensitive cultivar in the first experiment and diameter 7-9 mm was chosen because it was the most sensitive size in the second experiment. Five nymphal instars were tested: first instar (N1), second instar (N2), third instar (N3), fourth instar (N4) and fifth instar (N5).

##### IV.4.4.2. Fruit damages in the field

Field tests were realized in summer 2010 as described in section IV.4.2.2. Three mullein bug nymphal instar were tested: first instar (N1), third instar (N3) and fourth instar (N4). Three mullein bug nymphs per sleeve were introduced at full bloom. In each treatment, 40 European red mites *Panonychus ulmi* (Koch) (Acari: Tetranychidae) were collected in May 2010 in a commercial apple orchard in Saint-Cesaire, Quebec, Canada (45°41’N, 73°00’W) and were introduced 24h before mullein bugs. Each treatment was repeated 18 times.

#### IV.4.5. Data analysis

All analyses were carried out with the statistical software JMP® for Windows, version 11 (SAS Institute, 2013).

The mean number of punctures, the total time of puncturing and the duration of a puncture by cultivar, fruit size and nymphal instar were analyzed using the non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Steel-Dwass pairwise multiple comparison test (equal group sizes) (SAS Institute, 2013).

The proportion of apple fruits aborted was analyzed for each cultivar (zero versus three bugs per sleeve) at mid-season and harvest using the non-parametric Wilcoxon test. The proportion of apple fruits aborted by nymphal instar was analyzed at mid-season and harvest using the non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Dunn multiple comparison test (unequal group sizes) (SAS Institute, 2013). The proportion of apple fruits damaged and the number of damages per apple fruit, by cultivar and by nymphal instar, were analyzed at mid-season and at harvest using the non-parametric Kruskal-Wallis test followed by the Dunn multiple comparison test.

Size and weight of damaged versus undamaged apples, by cultivar and by nymphal instar, were analyzed at mid-season and harvest using the non-parametric Wilcoxon test.

## IV.5. Results

### IV.5.1. Influence of apple cultivars

#### IV.5.1.1. Feeding punctures in the lab

The maximum number of feeding punctures by a mullein bug on an apple fruit during 15 min was 40 punctures, regardless of the treatment. The mean number of punctures on fruit by mullein bug nymphs was significantly higher on 'Red Delicious' than on 'Honeycrisp' (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 13.8290$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0031$ ; Figure IV.1), but not different than on 'Lobo' and 'Royal Cortland'. The mean total time of puncturing on fruit by mullein bug nymphs was significantly higher on 'Red Delicious' than on 'Honeycrisp' and 'Lobo' (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 18.6810$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0003$ ; Figure IV.1), but not different than on 'Royal Cortland'. The mean duration of a puncture on apple fruit by mullein bug nymphs was not different (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 6.4181$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0929$ ; Figure IV.1).

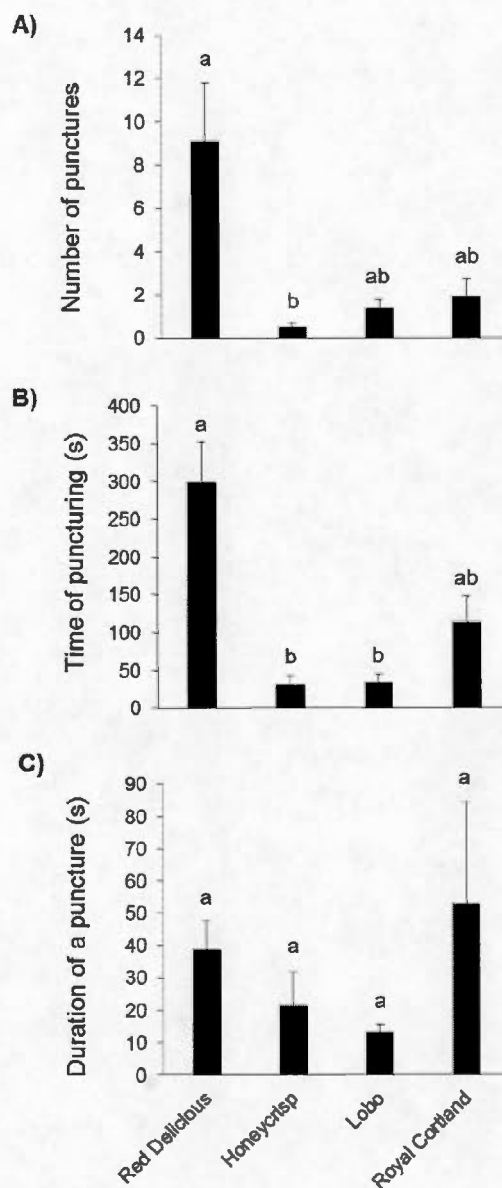


Figure IV.1. A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures per apple fruit, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing on apple fruits and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in the laboratory according to cultivar. Cultivars with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ; Steel-Dwass,  $p < 0.05$ ).

#### IV.5.1.2. Fruit damages in the field

The maximum number of damages on an apple fruit was 16 damages at mid-season and 12 at harvest. The proportion of apple fruit aborted was not different in presence than in absence of mullein bugs for any cultivars at mid-season and at harvest (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ; Figure IV.2A). The proportion of apple fruits damaged by mullein bug was not different according to cultivar at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 8.9825$ ;  $df = 6$ ;  $p = 0.1746$ ; Figure IV.2B). At harvest, the proportion of apple fruits damaged by mullein bug was significantly higher on 'Red Delicious' than on 'Lobo' and 'Marshall McIntosh' and was higher on 'Royal Cortland' than on 'Lobo' (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 20.4432$ ;  $df = 6$ ;  $p = 0.0023$ ; Figure IV.2B). The mean number of damages per apple fruit by mullein bug was not different according to cultivar at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 11.0176$ ;  $df = 6$ ;  $p = 0.0878$ ; Figure IV.2C). At harvest, the mean number of damages per apple fruit by mullein bug was significantly higher on 'Red Delicious' than on 'Lobo' and 'Marshall McIntosh' (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 15.0884$ ;  $df = 6$ ;  $p = 0.0196$ ; Figure IV.2C). At mid-season and at harvest, the mean size of damaged and undamaged fruits was not different for any cultivar (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ) (Table IV.1A). At harvest, the mean weight of damaged and undamaged fruits was not different for any cultivar (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ; Table IV.1B).

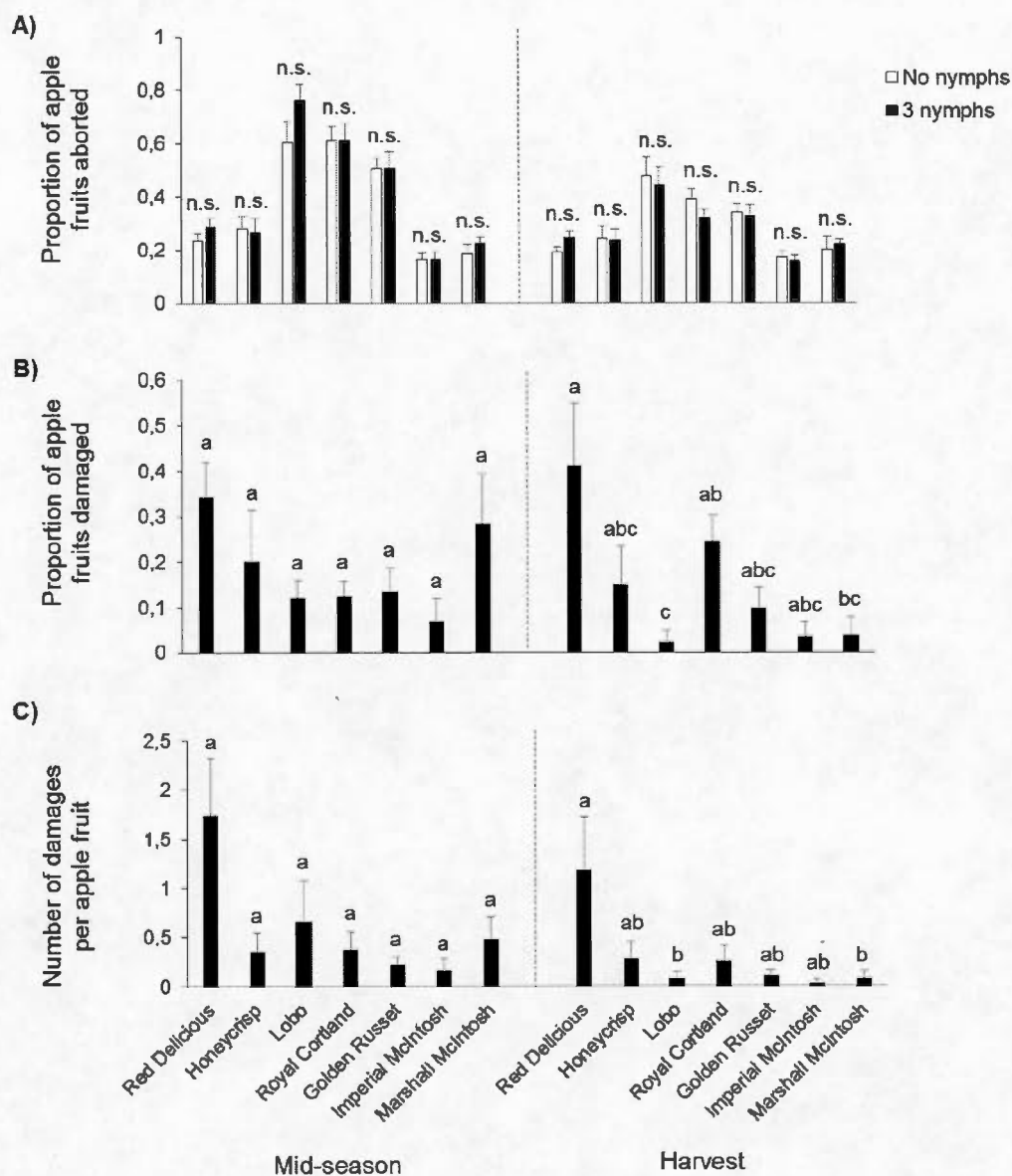


Figure IV.2. A) Proportion ( $\pm$ SE) of apple fruit aborted (i.e. flowers that did not produce apple fruit) in the field at mid-season and harvest according to cultivar. For each cultivar, there was no significant difference (Wilcoxon,  $p < 0.05$ ). B) Proportion ( $\pm$ SE) of apple fruits damaged (i.e. fruits with at least one damage) and C) mean number ( $\pm$ SE) of damages per apple fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at

mid-season and harvest according to cultivar. Within each assessment period, cultivars with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ; Dunn,  $p < 0.05$ ).

Table IV.1. Mean size and weight ( $\pm$ SE) of damaged vs undamaged apple fruits according to cultivar at A) mid-season and B) harvest.

A)

Mid-season			
Cultivar	Apple fruit damaged	n	Mean size (mm $\pm$ SE)
Red Delicious	No	13	22.9 ( $\pm$ 1.4)
	Yes	9	23.0 ( $\pm$ 1.4)
Honeycrisp	No	10	21.5 ( $\pm$ 1.1)
	Yes	3	22.5 ( $\pm$ 0.4)
Lobo	No	15	24.4 ( $\pm$ 0.8)
	Yes	9	22.3 ( $\pm$ 1.7)
Royal Cortland	No	15	18.6 ( $\pm$ 1.0)
	Yes	8	18.8 ( $\pm$ 1.7)
Golden Russet	No	14	21.2 ( $\pm$ 0.7)
	Yes	7	20.4 ( $\pm$ 1.5)
Imperial McIntosh	No	11	26.3 ( $\pm$ 2.2)
	Yes	2	29.3 ( $\pm$ 0.2)
Marshall McIntosh	No	11	30.5 ( $\pm$ 0.6)
	Yes	5	31.1 ( $\pm$ 0.8)



B)

Harvest				
Cultivar	Apple fruit damaged	n	Mean size (mm $\pm$ SE)	Mean weight (g $\pm$ SE)
Red Delicious	No	7	62.8 ( $\pm$ 1.5)	115.4 ( $\pm$ 7.7)
	Yes	6	59.9 ( $\pm$ 1.8)	98.6 ( $\pm$ 7.3)
Honeycrisp	No	11	74.5 ( $\pm$ 2.7)	177.1 ( $\pm$ 15.7)
	Yes	4	73.0 ( $\pm$ 2.1)	153.1 ( $\pm$ 13.7)
Lobo	No	14	66.4 ( $\pm$ 1.5)	101.3 ( $\pm$ 6.4)
	Yes	1	54.4 ( $\pm$ 0.0)	52 ( $\pm$ 0.0)
Royal Cortland	No	13	66.0 ( $\pm$ 2.1)	104.2 ( $\pm$ 8.5)
	Yes	8	65.9 ( $\pm$ 2.7)	100.1 ( $\pm$ 10.7)
Golden Russet	No	12	59.8 ( $\pm$ 1.2)	81.8 ( $\pm$ 5.7)
	Yes	4	59.6 ( $\pm$ 2.4)	82.4 ( $\pm$ 8.2)
Imperial McIntosh	No	10	70.3 ( $\pm$ 1.9)	128.9 ( $\pm$ 8.0)
	Yes	1	71.8 ( $\pm$ 0.0)	135.5 ( $\pm$ 0.0)
Marshall McIntosh	No	13	67.9 ( $\pm$ 1.1)	103.6 ( $\pm$ 4.5)
	Yes	1	63.3 ( $\pm$ 0.0)	84 ( $\pm$ 0.0)

#### IV.5.2. Influence of fruit size

##### IV.5.2.1. Feeding punctures in the lab

The mean number of punctures on 'Red Delicious' fruits by mullein bug nymphs was significantly higher for size 7-9 mm than 18-20 mm (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 11.7376$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0083$ ; Figure IV.3A), but not different for 10-13 mm and 14-17 mm. The mean number of punctures on 'Honeycrisp' fruit by mullein bug nymphs was not different for any sizes (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 2.5733$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.2762$ ; Figure IV.3A). The mean total time of puncturing on 'Red Delicious' fruits by mullein bug nymphs was significantly lower for size 18-20 mm than 7-9, 10-13 and 14-17 mm (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 8.4001$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0384$ ; Dunn test:  $p > 0.05$ ; Figure IV.3B). The mean total time of puncturing on 'Honeycrisp' fruits by mullein bug nymphs was not different for any size (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 0.2772$ ;  $df = 2$ ;  $p =$

0.8706; Figure IV.3B). The mean duration of a puncture on 'Red Delicious' fruit by mullein bug nymphs was significantly lower for size 7-9 mm and 18-20 mm than 10-13 mm (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 16.6939$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0008$ ; Figure IV.3C), but not different for 14-17 mm. The mean duration of a puncture on 'Honeycrisp' fruit by mullein bug nymphs was not different for any size (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 2.3105$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.3150$ ; Figure IV.3C).

#### IV.5.3. Influence of nymphal instar

##### IV.5.3.1. Feeding punctures in the lab

The mean number of punctures on 'Red Delicious' fruit by mullein bug nymphs was significantly higher for fifth nymphal instar than first, second and third instars (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 23.9086$ ;  $df = 4$ ;  $p < 0.0001$ ; Figure IV.4A), and significantly higher for fourth instar than second instar. The mean total time of puncturing on 'Red Delicious' fruits by mullein bug nymphs was significantly higher for fifth nymphal instar than second instar (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 15.1224$ ;  $df = 4$ ;  $p = 0.0045$ ; Figure IV.4B), but not different for first, third and fourth instars. No statistical differences between nymphal instars were found for the mean duration of a puncture on apple fruit (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 3.7101$ ;  $df = 4$ ;  $p = 0.4467$ ; Figure IV.4C).

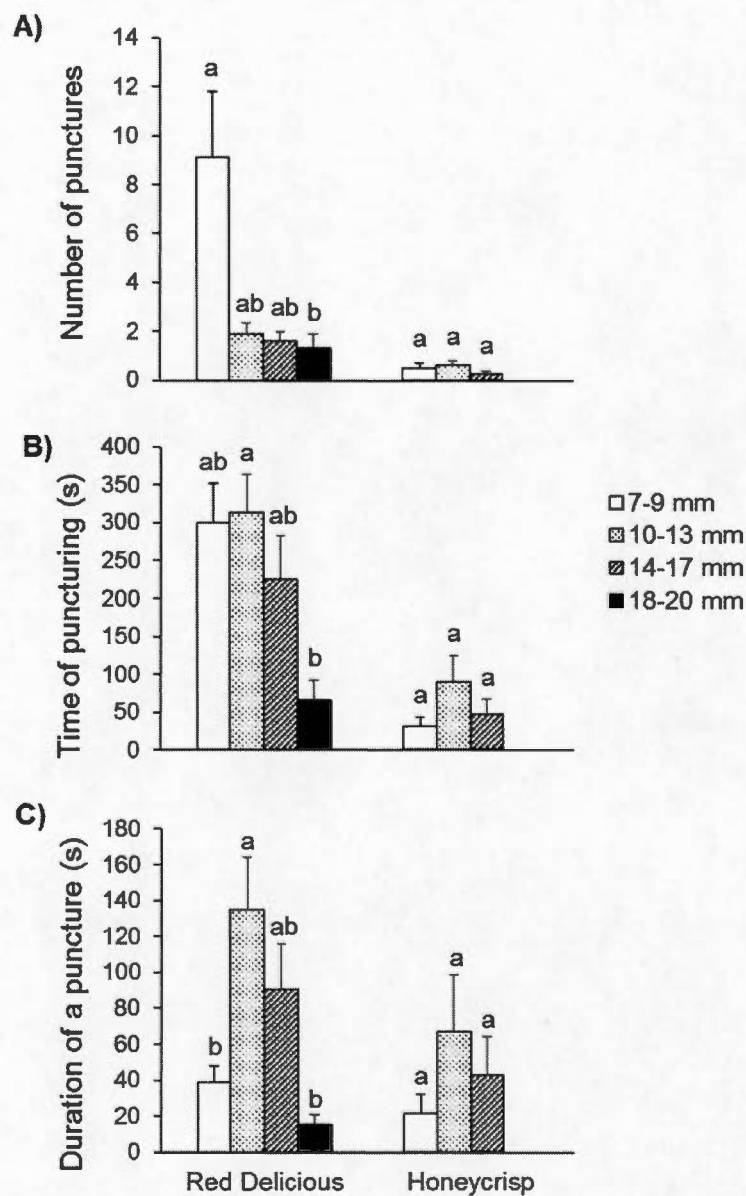


Figure IV.3. A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures per apple fruit, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing on apple fruits and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in the laboratory according to apple size for 'Red Delicious' and 'Honeycrisp' fruits. Within each cultivar, fruit sizes with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ; Steel-Dwass,  $p < 0.05$ ).

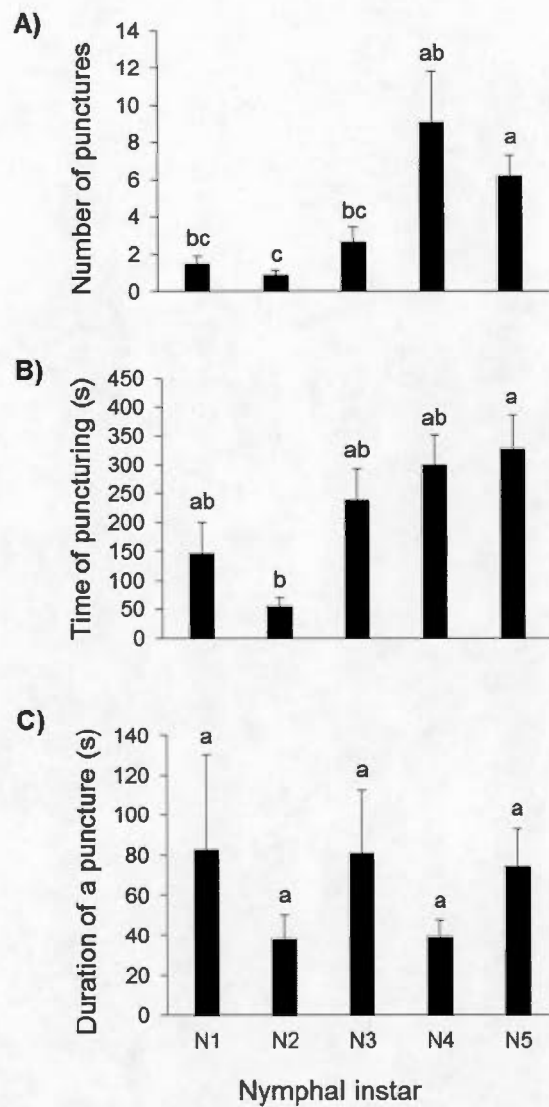


Figure IV.4. A) Mean number ( $\pm$ SE) of feeding punctures per 'Red Delicious' fruit, B) mean total time ( $\pm$ SE) of puncturing on apple fruits and C) mean duration ( $\pm$ SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in laboratory according to nymphal instar. Nymphal instars with the same letters are not significantly different (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ; Steel-Dwass,  $p < 0.05$ ).

#### IV.5.3.2. Fruit damages in the field

The maximum number of damages on an apple fruit was 10 damages at mid-season and 10 at harvest. The proportion of 'Red Delicious' fruits aborted was not different according to nymphal instar at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 2.3197$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.3135$ ; Figure IV.5A) and at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 0.7656$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.6819$ ; Figure IV.5A). No statistical differences between nymphal instars were found for the proportion of 'Red Delicious' fruit damaged by mullein bug at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 3.9680$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.1375$ ; Figure IV.5B) and at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 2.6666$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.2636$ ; Figure IV.5B). No statistical differences between nymphal instars were found for the mean number of damages per 'Red Delicious' fruit by mullein bug at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 4.0566$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.1316$ ; Figure IV.5C) and at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 2.8384$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.2419$ ; Figure IV.5C). At mid-season and at harvest, the mean size of damaged and undamaged fruits was not different for any nymphal instar (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ). At harvest, the mean weight of damaged and undamaged fruits was not different for any nymphal instar (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

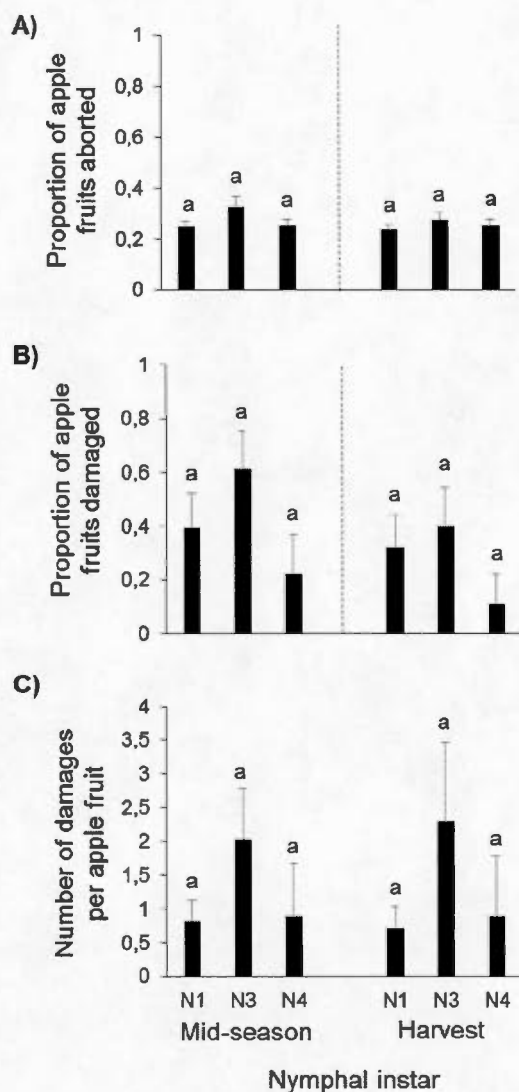


Figure IV.5. A) Proportion ( $\pm$ SE) of 'Red Delicious' fruits aborted (i.e. flowers that did not produce apple fruit), B) proportion ( $\pm$ SE) of 'Red Delicious' fruits damaged (i.e. fruits with at least one damage) and C) mean number ( $\pm$ SE) of damages per 'Red Delicious' fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to nymphal instar. Within each assessment period, nymphal instars with the same letters do not differ significantly (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ; Dunn,  $p < 0.05$ ).



#### IV.6. Discussion

We evaluated the phytophagy of mullein bug on apple by different experimental methods: feeding punctures on apple in laboratory and production of fruit damages in the field. Our results showed that the feeding punctures in laboratory were higher on 'Red Delicious' than on 'Honeycrisp'; in the field, 'Red Delicious' fruit was more damaged than some others cultivars at harvest. Hence, 'Red Delicious' was the most sensitive cultivar because both feeding punctures in laboratory and fruit damages in the field are important on this cultivar than on other tested cultivars. The feeding punctures in laboratory were higher for fruit size 7-9 mm than 18-20 mm on 'Red Delicious', but not on 'Honeycrisp' fruit. More feeding punctures were made by the fifth nymphal instar than by younger instars, but fruit damages were not different for any nymphal instar.

Concerning the influence of cultivars, our results show that the feeding punctures and fruit damages were never low on the known sensitive 'Red Delicious'. Past studies showed that damages at harvest are more serious on 'Red Delicious', 'Golden Delicious', 'Spartan' and 'Northern Spy' fruits (MacPhee, 1976; Thistlewood *et al.*, 1989b; Smith, 1991; Reding et Beers, 1996) and 'McIntosh' can be less damaged (Boivin et Stewart, 1982b; Kain et Agnello, 2013). We observed in the laboratory that the feeding punctures of *C. verbasci* nymphs were significantly higher on 'Red Delicious' fruit and that nymphs spent more time puncturing. Our results confirm that the susceptibility of fruit to damage at harvest is due to a higher number of feeding punctures made at earlier growth stages. We have not observed that a cultivar with a small number of feeding punctures had a great number of fruit damages at harvest. Consequently, the higher puncturing of the mullein bug on a given cultivar is a direct cause to its susceptibility to damages rather than a differential physiological reaction of certain cultivars to puncturing.

We also found that the proportion of apple fruit aborted by cultivar was not related to the presence of mullein bugs. We did not find differences in the proportion of apple fruit attacked nor the number of damages per apple fruit between cultivars at mid-season, but we found differences at harvest. Thistlewood *et al.* (1989b) suggested that 'McIntosh' is less susceptible than 'Red Delicious' because of a differential reaction to damage such as fruit drop. But we did not find difference in the proportion of fruits aborted in presence or absence of nymphs. We also observed that in some replicates, the number of unattacked fruits was higher at harvest than at mid-season. Apparently, small or few punctures were outgrown or disappeared during the growing season on some cultivars but not on others, or were differentially dropped by the trees, as suggested in earlier studies (Ross et Caesar, 1920; Pickett *et al.*, 1941; McMullen et Jong, 1970; Boivin et Stewart, 1982b; Thistlewood *et al.*, 1989b).

We found a higher number of feeding punctures on fruit measuring 7-9 mm than 18-20 mm. Some studies have tested the influence of size on fruit damages in the field and we can compare those to our results on feeding punctures in the laboratory. Apple is known to be most sensitive to injury when mullein bugs feed on the flower parts and fruitlets between bloom and petal fall stages. Very little or no damage occurs after fruits reach 10-13 mm (Ross et Caesar, 1920; Reding *et al.*, 2001) and no damage occurs in plots infested 17 days ('Red Delicious') or 19 days ('McIntosh') after fruits reached 10 mm (Kain et Agnello, 2013). Boivin and Stewart (1982b) found no damage at harvest when *C. verbasci* nymphs were caged after fruits reached 10 mm and concluded that fruits were too well formed to be damaged. Our laboratory experiment on fruit size supports their results. We found that the number of feeding punctures was smaller for 'Red Delicious' fruits measuring 18-20 mm than 7-9 mm and that nymphs spent significantly less time puncturing fruit measuring 18-20 mm than smaller ones. There was no difference in the number of punctures and time spent puncturing for the less sensible 'Honeycrisp'. Our laboratory results for feeding punctures are consistent with those obtained in the field for fruit damage. These results showed that the number of

feeding punctures in laboratory was reduced after fruits reached 10 mm. This supports the literature claiming that very few or no fruit are damaged in the orchard after they reached 10-13 mm (Ross et Caesar, 1920; Prokopy et Hubbell, 1981; Boivin et Stewart, 1982b; Schaub *et al.*, 1988; Reding *et al.*, 2001; Kain et Agnello, 2013). Thus, the reduced sensitivity to damages in orchards reported in the literature after fruits reach 10 mm is mainly a result of the feeding behaviour of *C. verbasci* rather than a differential reaction of apple tissue. Indeed, cell division occurs primarily in young fruitlets and the puncture probably affects cell division (Reding et Beers, 1996).

More feeding punctures were made by the fifth instar than by younger nymphs, but such difference was not observed for damaged apples in the field. We expected that if certain instar nymphs are more likely to puncture fruits by feeding in laboratory, these same instars caged at bloom should have resulted in more fruit damages in the field. Fruits are thought to be sensitive to injury during a period from bloom to just after fruit set, and this is the period when first generation *C. verbasci* nymphs are known to cause damage (Reding et Beers, 1996). In orchards, egg hatch of mullein bug coincides with bloom (Uiterdijk *et al.*, 1997) and then younger nymphs are present in the orchard during the sensitive period. Our results showed that older nymphs puncture more often apples in laboratory. Thus, older nymphs can do more damages than younger nymphs if there is an asynchrony between bloom and egg hatch because older nymphs could be present at bloom rather than younger (as suggested by Kain and Agnello, 2013). Nevertheless, we didn't find differences in fruit damage in the field, but this could be because nymphs were introduced at bloom and not removed of the cages. Thus, in our field experiment young nymphs may have reached older instars during the sensitive period (i.e. between bloom and 10 mm) resulting in an absence of differences in damages.

Reduction of phytophagy in zoophytophagous mirids may also be related to the availability of alternative food sources, such as mites and aphids, when *C. verbasci* feed preferentially on them rather than on the plant (Thistlewood, 1986; Smith, 1989),

or to the presence of predators (Chapter 5). Still, damage can be observed with or without alternate prey during bloom (Thistlewood *et al.*, 1989b), but the number of feeding punctures and the number of fruits damaged is significantly lower in presence of prey (Chapter 5). Reding *et al.* (2001) found no difference between the level of damage observed when preys were made available to caged *C. verbasci* nymphs, and when no prey were available, but they used low prey density (see Chapter 5). We should also mention that the sleeve cages we used were large and this habitat was more complex than in laboratory experiment. Although *C. verbasci* nymphs were confined to specific limbs, they were not confined to other potential food sources (i.e. pollen, nectar, plant juices). Some adult mullein bugs were observed at mid-season, confirming that nymphs had reached adulthood inside sleeve cages (personal observations). The lack of fruit damage could also have resulted from either *C. verbasci* not feeding on the fruit at this time of the season, or because feeding did not leave any marks on more mature fruit (Reding et Beers, 1996).

#### IV.7. Conclusion

The zoophytophagous mullein bug is problematic only during a narrow window of time between bloom and before fruits reached 10 mm in diameter for sensitive cultivars. This is the first study that compares the true phytophagy (i.e. feeding punctures) of *C. verbasci* nymphs in laboratory with the estimated phytophagy (i.e. fruit damages) in orchard. Our study confirms that 'Red Delicious' is a sensitive cultivar for feeding punctures and fruit damages. Fruits are less damaged in the field after they reach 10-13 mm according to the literature and we found that apples bigger than 10 mm in size are indeed less punctured in laboratory. Our results do not confirm the hypothesis that damage will be reduced when bloom and egg hatch phenology are asynchronous because we found that the number of feeding punctures of the fifth instar were higher than younger instars. Its advantage as an efficient generalist predator of spider mites

and aphids tends to counterbalance its negative impact to crop, outside the period of fruit susceptibility. High populations must be monitored, especially during bloom, but the use of insecticides during that period is not possible due to the presence of pollinators. These results should be integrated into management programs in order to minimize risks and to take the fullest advantage of their use as biocontrol agents.

#### IV.8. Acknowledgements

We are grateful to Benjamin Carrara, Caroline Belle, Mathieu Ratelle and David Chouinard for their technical assistance. This study was supported by a grant from the Programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ, Quebec, Canada) to E. Lucas.

CHAPITRE V

INFLUENCE OF EXTRAGUILD PREYS AND INTRAGUILD PREDATORS ON  
THE PHYTOPHAGY OF THE ZOOPHYTOPHAGOUS BUG *CAMPYLOMMA*  
*VERBASCI*

Olivier Aubry<sup>1</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup>, Gerald Chouinard<sup>2</sup> et Eric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P.  
8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Qc, Canada H3C 3P8*

<sup>2</sup> *Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, 335 rang des  
vingt-cinq est, St-Bruno-de-Montarville, Qc, Canada J3V 0G7*



### V.1. Résumé

La punaise de la molène, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera : Miridae), un insecte zoophytophage paléarctique, ou prédateur herbivore, est commun dans les vergers de pommiers de l'Amérique du Nord. Le but de cette étude était d'évaluer l'influence de l'environnement biotique (proies extraguiltes et prédateurs intraguiltes) sur la phytophagie de la punaise zoophytophage. Nos hypothèses étaient que 1) la présence de proies extraguiltes réduit l'intensité de la phytophagie de la punaise de la molène, et 2) la présence de prédateurs intraguiltes réduit l'intensité de la phytophagie de la punaise de la molène en tant que proie intraguilde. La phytophagie a été évaluée en observant 1) les piqûres de nutrition de la punaise de la molène en laboratoire et 2) les dommages aux fruits de la punaise de la molène sur le terrain. Deux proies extraguiltes ont été testées : *Aphis pomi* De Geer (Hemiptera : Aphididae) et *Panonychus ulmi* (Koch) (Acari : Tetranychidae), à quatre densités (0, 4, 8 et 16 individus). Ensuite, quatre combinaisons de membres intraguiltes ont été testées impliquant une larve de punaise de la molène et une Coccinellidae. Nos résultats appuient l'hypothèse que la présence de proies extraguiltes réduit la phytophagie de la punaise de la molène, mais appuient seulement partiellement l'hypothèse que la présence de prédateurs intraguiltes réduit la phytophagie de la punaise de la molène. Tous les prédateurs intraguiltes n'induisaient pas la même réponse. Seules les piqûres de nutrition étaient réduites en présence de certains prédateurs intraguiltes.

Mots-clés : Hemiptera, Miridae, Aphididae, Tetranychidae, Coccinellidae, omnivorie.

## V.2. Abstract

The mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), a palearctic zoophytophagous insect or plant-feeding predator is common in apple orchards of North America. The aim of this study was to evaluate the influence of the biotic environment (extraguild preys and intraguild predators) on the phytophagy of the zoophytophagous bug. We hypothesized that 1) the presence of extraguild preys reduces the intensity of phytophagy by the zoophytophagous mullein bug, and 2) the presence of intraguild predators reduces the intensity of phytophagy by the mullein bug as intraguild prey. Phytophagy was evaluated by observing 1) mullein bug feeding punctures in laboratory and 2) apple fruit damage by mullein bug in the field. The effects of two extraguild preys were tested: *Aphis pomi* De Geer (Hemiptera: Aphididae) and *Panonychus ulmi* (Koch) (Acari: Tetranychidae), at four densities (zero, four, eight and 16 individuals). Then, seven combinations of insects were tested involving one mullein bug nymph with or without intraguild predator (coccinellid). Our results support that the presence of extraguild preys reduces phytophagy of the mullein bug, but only partially support that the presence of intraguild predators diminishes phytophagy of the mullein bug. All intraguild predators did not induce the same response. Only feeding punctures were reduced in presence of some intraguild predators.

**Keywords :** Hemiptera, Miridae, Aphididae, Tetranychidae, Coccinellidae, omnivory.

### V.3. Introduction

True omnivory (i.e., the act of feeding on both plant and animal resources) is notably common among Heteropteran predators, especially Anthocoridae, Geocoridae, Miridae and Pentatomidae (Strawinski, 1964; Fauvel, 1999; Eubanks et Styrsky, 2005). Heteropteran predators that frequently feed on plant material are subdivided as phytozoophagous and zoophytophagous depending on the relative predominance of plant and prey resource consumed during their life cycle (Strawinski, 1964; Coll et Guershon, 2002; Alomar, 2007). The occurrence and benefits of phytophagy depend on water stress, preys and plants availability and quality (Naranjo et Gibson, 1996; Sanchez *et al.*, 2004; Sinia *et al.*, 2004). The influence of their competitors on phytophagy has received less attention. However, trophic switching often results in omnivory, cannibalism and intraguild predation (IGP) and then the status of a particular species is difficult to define (Cohen, 1996; Wheeler, 2000b). IGP, defined as predation between species sharing a similar resource (Lucas, 2012), is widespread among heteropteran predators (Rosenheim *et al.*, 1995; Schmidt *et al.*, 1998; Arim et Marquet, 2004; Lucas et Alomar, 2001; Lucas et Rosenheim, 2011) and in the Miridae family (Wheeler, 2001; Frechette *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2009).

Zoophytophagous, also called plant-feeding predators or facultative predators (Albajes *et al.*, 2006), have often been perceived as being less effective at maintaining low pest populations than strict predators, mainly due to their risk of feeding on crop plants (Castane *et al.*, 2011). But plant-feeding predators can establish themselves on crops early in the growing season together with pests (Gabarra *et al.*, 2004; Castane *et al.*, 2011). For a zoophytophage, feeding on plants can also stabilize its population by diet switching and contribute to sustain a higher predation pressure on its prey (Diehl et Feissel, 2000). Availability of extraguild preys or intraguild predators could also alter the feeding behaviour of omnivorous species, but the effects of competitors on omnivory are poorly understood (Wiedenmann et Wilson, 1996; Gillespie et Roitberg, 2006; Lucas *et al.*, 2009). Studies focussed rather on the influence of the host plants

characteristics on IGP, the potential for combining generalist predators and on how the interactions among natural enemies compromise biological control (Lucas et Rosenheim, 2011). Thus, an increase in extraguild prey density is often predicted to reduce intraguild predation by providing alternative prey and may also be associated with an increase in the density of intraguild predators (Lucas et Rosenheim, 2011; Lucas, 2012). Most of the literature on zoophytophagous Hemiptera concern four species: *Dicyphus tamaninii* Wagner (Hemiptera: Miridae), *D. hesperus* (Hemiptera: Miridae), *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) and *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae), and are related to relative predator-to-prey abundance, with damage increasing at high predator abundances and low prey densities (Castane *et al.*, 2011).

The mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae), is a palearctic plant bug native to Eurasia and common in canadian and US apple orchards (Thistlewood *et al.*, 1989a; Wheeler, 2000b). It has been previously classified as phytozoophagous by Strawinski (1964), but is now considered as zoophytophagous (Fauvel, 1999). As phytophage, newly emerged nymphs damage apples by puncturing the flowers and fruitlets, inducing a physiological reaction in sensitive cultivars causing pimple-like scars which downgrades the apples (MacPhee, 1976; Thistlewood *et al.*, 1989a; Thistlewood et Smith, 1996). As zoophage, *C. verbasci* has been reported to prey on spider mites (Acari: Tetranychidae), rust mites (Acari: Eriophyidae), aphids (Hemiptera: Aphididae), psyllids (Hemiptera: Psyllidae), leafhoppers (Hemiptera: Cicadellidae), mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae), small caterpillars (Lepidoptera: Tortricidae) and thrips (Thysanoptera: Thripidae) (Collyer, 1953; McMullen et Jong, 1970; Lord, 1971; Niemczyk, 1978; Arnoldi *et al.*, 1992; Thistlewood et Smith, 1996; Uiterdijk *et al.*, 1997; Wheeler, 2000b; Reding *et al.*, 2001). More specifically, *C. verbasci* is a predator of two major pests: the European red mite *Panonychus ulmi* (Koch) (Acari: Tetranychidae) and the green apple aphid *Aphis pomi* De Geer (Hemiptera: Aphididae) (Thistlewood et Smith, 1996). Some

studies suggest that the mullein bug prefers arthropod preys to plant material (Stigter, 1996; Aubry *et al.*, 2015) and that fruit damage – associated with *C. verbasci* feeding punctures – is rare in orchards with high mite populations (Lord, 1971). Thus, an increase in the density of extraguild prey might be expected to decrease the magnitude of phytophagy. Extraguild prey populations that increase in time and space can cause the concentration of mullein bug and its intraguild competitors (Lucas, 2012) which may result in IGP. The mullein bug can then constitute an intraguild prey for various predators (acariphagous and aphidophagous guilds) or also an intraguild predator, although little is known about its potential competitors and how they may alter behaviours and population dynamics of *C. verbasci*.

The aim of this study was to evaluate the influence of extraguild preys and intraguild predators on the phytophagy of this zoophytophagous bug. Phytophagy was evaluated by observing 1) mullein bug feeding punctures in laboratory and 2) apple fruit damage by mullein bug in the field. We hypothesized that 1) the presence of extraguild preys reduces the intensity of phytophagy by the zoophytophagous mullein bug, and 2) the presence of intraguild predators reduces the intensity of phytophagy by the mullein bug as intraguild prey.

#### V.4. Material and methods

##### V.4.1. Arthropod material

##### V.4.1.1. Zoophytophagous / Intraguild preys (mullein bug)

Mullein bugs came from a permanent rearing – initiated during the summer of 2007 – on potato plants *Solanum tuberosum* L. (var. ‘Norland’) (Solanaceae) infested with potato aphids *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae) and provided with pollen (from grocery stores), eggs of the Mediterranean flour moth *Ephesia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) and a honey + water solution.

Rearings were conducted in growth chambers maintained at 23°C, 16L: 8D and 60% RH.

/

#### V.4.1.2. Extraguild preys (aphids and mites)

Green apple aphids (*A. pomi*) were collected in summer 2008 and 2009 at the Research and Development Institute for the Agroenvironment (IRDA) experimental apple orchard in Saint-Bruno-de-Montarville, Quebec, Canada (45°35'N, 73°21'W). They were maintained in the laboratory for few days on apple branches.

European red mites (*P. ulmi*) were collected in summer 2009 in the same orchard and maintained similarly to green apple aphids, except for those used for field tests, which were collected in May 2009 in a commercial apple orchard in Saint-Cesaire, Quebec, Canada (45°41'N, 73°00'W).

#### V.4.1.3. Intraguild predators (coccinellids)

Twelve-spotted lady beetles *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) came from a permanent rearing, initiated during the spring 2008. Multicolored Asian lady beetles *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) came from a permanent rearing (since 2007). Coccinellids *Stethorus punctillum* (Weise) (Coleoptera: Coccinellidae) were bought from Plant-Products® (Quebec, Canada). Coccinellids were reared on aphids (*M. euphorbiae*), *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Gelechiidae) eggs, pollen (from grocery stores) and honey + water solution. Rearings were conducted in growth chambers maintained at 23°C, 16L: 8D and 60% RH. All these acariphagous coccinellid species can be found in Quebec apple orchards (Parent, 1967; Lucas *et al.*, 2007).



#### V.4.2. Influence of extraguild preys

##### V.4.2.1. In the lab

Fourth nymphal instar mullein bugs from permanent rearing were starved for 24h and then placed individually in a Petri dish ( $\varnothing = 10$  cm) containing agar gel and a growing apple fruit (cv. 'Red Delicious',  $\varnothing$  7-9 mm) originating from pesticide-free apple trees. Nymphs were placed with one of the two species of preys (aphids *M. euphorbiae* or spider mites *P. ulmi*) at four densities (zero, four, eight or 16 individuals). According to Arnoldi *et al.* (1992), *C. verbasci* has a daily consumption of 1.20 green apple aphids or 2.87 European red mites. Each nymph was observed during 15 min after being placed in the Petri dish. Observations included the location of the nymph (apple fruit, agar gel, Petri dish) and the behaviour (puncturing, walking, exploring, resting, grooming, prey contacting, prey puncturing, other). Data were recorded using The Observer® XT 7.0 (Noldus Information Technology). Each treatment was repeated 20 times.

##### V.4.2.2. In the field

Field tests were realized at IRDA's experimental orchard in Saint-Bruno-de-Montarville, Quebec, Canada (45°35'N, 73°21'W) on pesticide-free 'Red delicious' apple trees. Branches were inspected at the pink stage and manually cleaned of any arthropod before being covered with sleeve cages (20 x 70 cm). Manual cross-pollination was done at the beginning of bloom and a few days before introducing the insects. Mullein bug nymphs (first, second or third instars) were introduced at full bloom at two densities (three or nine). Extraguild preys (*P. ulmi*) were introduced at three densities (zero, 10 or 40), 24h before the mullein bugs. Apple fruits were measured at mid-season (end of June – beginning of July) and observed for mullein bug damage. At harvest (end of August – beginning of September), apple fruits were

measured, weighed and observed again for mullein bug damage. Each treatment was repeated 15 times.

### V.4.3. Influence of intraguild predators

#### V.4.3.1. In the lab

Experimental conditions were the same as in experiment V.4.2.1. Seven combinations of insects were evaluated: one mullein bug first nymphal instar alone, one mullein bug first nymphal instar with one *H. axyridis* adult and eight spider mites, one mullein bug first nymphal instar with one *S. punctillum* adult, one mullein bug third nymphal instar alone, one mullein bug third nymphal instar with one *S. punctillum* adult, one mullein bug fourth nymphal instar alone, and one mullein bug fourth nymphal instar with one *C. maculata* second nymphal instar. The behaviours observed were the same as described in experiment V.4.2.1, except for predator contacting and IGP. Observations began after initial contact between the mullein bug and the predator. Each treatment was repeated 20 times.

#### V.4.3.2. In the field

Field tests were realized in the same conditions as in experiment V.4.2.2. Seven combinations of insects were evaluated: three mullein bugs first nymphal instar alone, three mullein bugs first nymphal instar with one *H. axyridis* adult, three mullein bugs first nymphal instar with one *S. punctillum* adult, three mullein bugs third nymphal instar alone, three mullein bugs third nymphal instar with one *S. punctillum* adult, three mullein bugs fourth nymphal instar alone, and three mullein bugs fourth nymphal instar with one *C. maculata* second nymphal instar. In each combination, 40 extraguild preys (*P. ulmi*) were introduced 24h before the mullein bugs. Intraguild predators and mullein

bugs were introduced on the same day, at full bloom. Each treatment was repeated 18 times.

#### V.4.4. Statistical analysis

##### V.4.4.1. Influence of extraguild preys

In laboratory, the mean number of feeding punctures per prey densities for each type of prey was analyzed using the non-parametric Kruskal-Wallis test and subsequent Steel-Dwass post-hoc tests (SAS Institute, 2013). The time of puncturing and the duration of a feeding puncture per prey density for each type of prey in laboratory were analyzed using the non-parametric Kruskal-Wallis test and subsequent Dunn post-hoc tests (SAS Institute, 2013).

In the field, the proportion of apple fruits aborted according to prey and bug densities at mid-season and harvest was analyzed using the non-parametric Kruskal-Wallis test and subsequent Dunn post-hoc tests. The proportion of apple fruits damaged and the number of damages (scar of puncturing) per apple fruit in the field according to prey densities at mid-season and harvest were analyzed per bug density using the non-parametric Kruskal-Wallis test and subsequent Dunn post-hoc tests. Size and weight of damaged versus undamaged apples in the field for each prey and bug densities were analyzed using the non-parametric Wilcoxon test at mid-season and at harvest.

##### V.4.4.2. Influence of extraguild predators

In laboratory, the mean number of punctures, the time of puncturing and the duration of a puncture with or without predator, for each bug-predator combination, was analyzed using the non-parametric Wilcoxon test.

In the field, the proportion of apple fruits aborted and the proportion of apple fruits damaged according to the presence of a predator, for each bug-predator combination, were analyzed using the non-parametric Wilcoxon test at mid-season and harvest. The number of damages per apple fruit according to the presence of a predator, for each bug-predator combination in the field, was analyzed using the non-parametric Kruskal-Wallis test at mid-season and harvest. Size and weight of damaged versus undamaged apples, for each bug-predator combination in the field, were analyzed using the non-parametric Wilcoxon test at mid-season and harvest.

All analyses were carried out with the statistical software JMP® for Windows, version 11 (SAS Institute, 2013).

## V.5. Results

### V.5.1. Influence of extraguild preys (hypothesis 1)

#### V.5.1.1. In the lab

The number of feeding punctures made by a mullein bug on an apple fruit during a 15 min period varied between zero and 40 punctures, regardless the treatment (Figure V.1A). With *P. ulmi* as prey, the number of feeding punctures was significantly higher without prey than when eight or 16 preys were present (Figure V.1A), and was significantly lower at 16 preys than at four preys (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 19.0843$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0003$ ). With *A. pomi*, the number of feeding punctures was significantly higher without prey than in presence of four preys, but not different with eight or 16 preys (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 10.2985$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0162$ ).

The mean total time of puncturing on apple fruits by mullein bug nymphs (Figure V.1B) was significantly higher in absence of spider mites than in presence of eight *P. ulmi*, but not different in presence of four or 16 spider mites (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 17.0843$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0007$ ). The mean total time of puncturing on apple fruits by

mullein bug nymphs was significantly higher in absence of aphids than in presence of eight or 16 *A. pomi* (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 17.8271$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0005$ ), but not different in presence of four aphids.

The mean duration of one feeding puncture on apple fruit by mullein bug nymphs (Figure V.1C) was not different in absence or in presence of spider mites whatever prey densities (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 7.6314$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0543$ ). This duration was however significantly higher in absence of aphids than in presence of eight *A. pomi*, but not different at four and 16 aphids (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 9.0907$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.0281$ ).

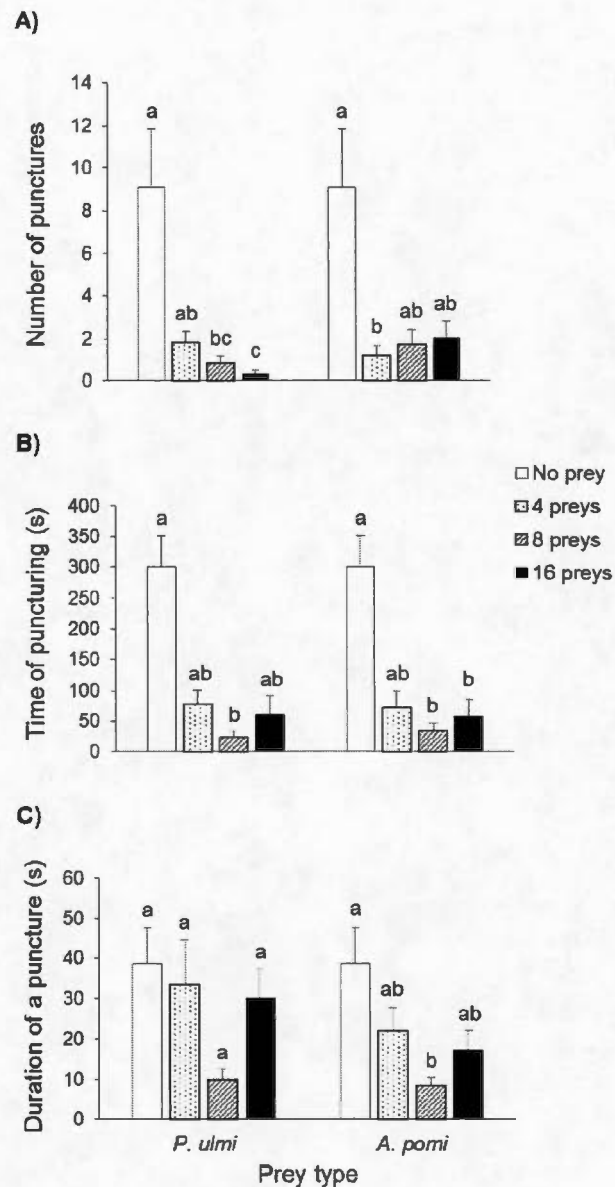


Figure V.1. A) Mean number ( $\pm$  SE) of feeding punctures, B) mean total time ( $\pm$  SE) of puncturing and C) mean duration ( $\pm$  SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug in laboratory according to prey species and densities. Within each prey species, densities topped by the same letter are not significantly different (Kruskal-Wallis,  $p \leq 0.05$ ; A, Steel-Dwass,  $p \leq 0.05$ ; B & C, Dunn,  $p \leq 0.05$ ).



### V.5.1.2. In the field

The proportion of aborted fruit (i.e. flowers that did not produce a fruit or fruitlets that had fallen; Figure V.2A) was not different in any treatment and independent of prey presence and density at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 13.4064$ ;  $df = 8$ ;  $p = 0.0986$ ) and at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 11.8438$ ;  $df = 8$ ;  $p = 0.1583$ ).

The proportion of damaged fruit (i.e. with at least one damage; Figure V.2B) at a density of three bugs per sleeve was significantly lower in presence of 40 preys than when no preys were present at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 8.8264$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.0121$ ), but not different at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 3.6050$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.1649$ ). The proportion of damaged fruit at a density of nine bugs was not different whatever prey densities at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 4.4635$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.1073$ ) and at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 3.4348$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.1795$ ).

The number of damages on an apple fruit varied between zero to 24 damages at harvest. The mean number of damages per apple fruit (Figure V.2C) was significantly lower in presence of 40 spider mites than when no preys were present at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 8.3009$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.0158$ ), but not different at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 3.5663$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.1681$ ). The mean number of damages (scar of puncturing) per apple fruit at a density of nine bugs was not different whatever prey densities at mid-season (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 1.5108$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.4698$ ) and at harvest (Kruskal-Wallis test:  $X^2 = 2.6141$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.2706$ ).

Globally, the mean size of damaged versus undamaged fruit was not different at mid-season (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.3404$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.5596$ ) and harvest (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.9451$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.3310$ ), neither the mean weight at harvest (Wilcoxon test:  $X^2 = 1.5972$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.2063$ ).

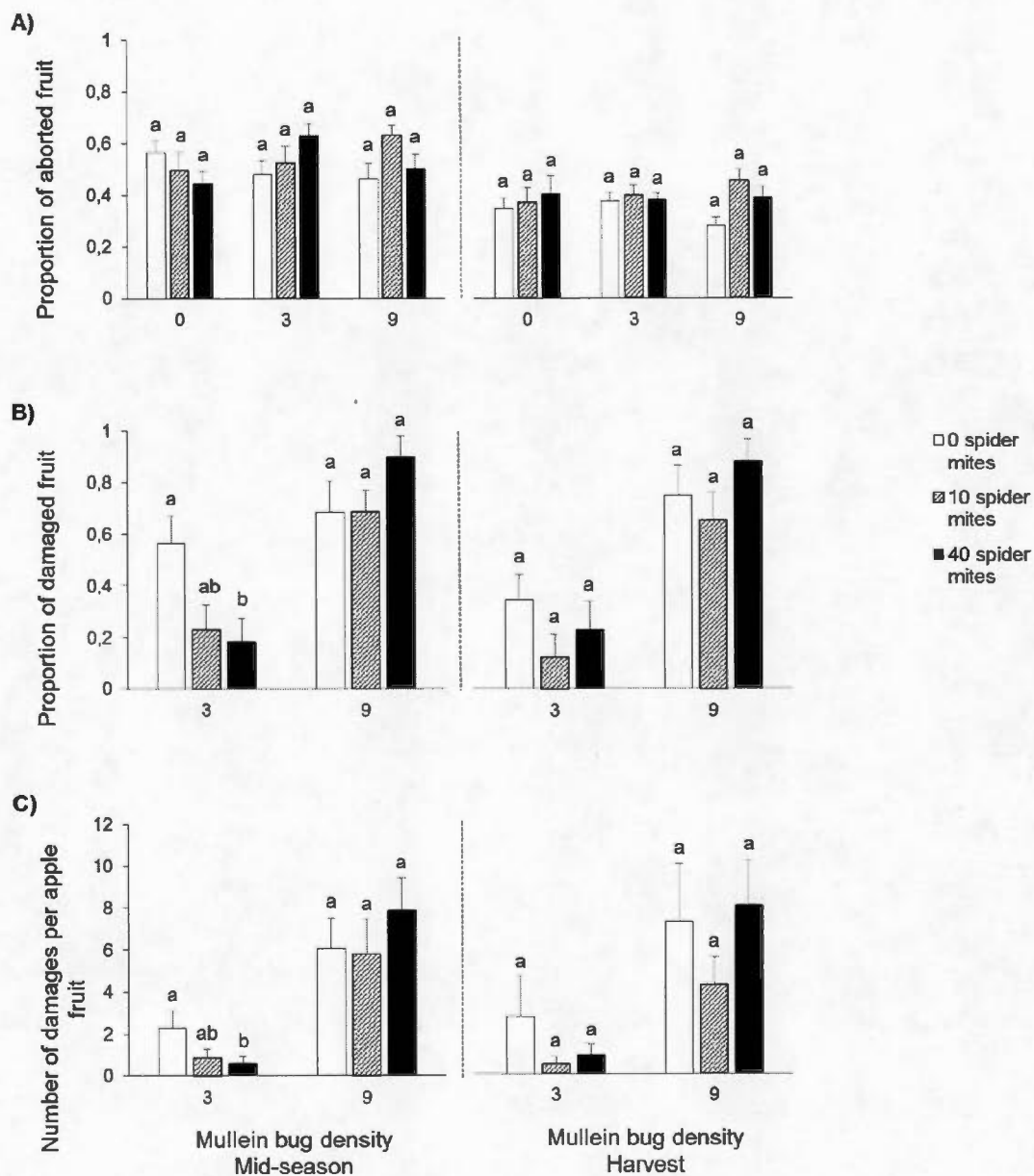


Figure V.2. A) Proportion ( $\pm$  SE) of aborted fruit (i.e. flowers that did not produce apple fruits or fruitlets that have fallen), B) proportion ( $\pm$  SE) of damaged fruit (i.e. with at least one damage) and C) mean number ( $\pm$  SE) of damages per apple fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to prey densities by bug density. Within each assessing period and bug density, prey densities

topped by the same letter are not significantly different (Kruskal-Wallis,  $p \leq 0.05$ ; Dunn,  $p \leq 0.05$ ).

## V.5.2. Influence of intraguild predators (hypothesis 2)

### V.5.2.1. In the lab

We observed IGP events (mullein bug attacked and killed by intraguild predator) only when first instar nymphs were in presence of *H. axyridis* (25%) or *S. punctillum* adults (10%). After a contact with *H. axyridis* or *S. punctillum*, first instar nymphs were running to escape the predator. No behavioral change was observed after a contact between a third instar mullein bug and an adult *S. punctillum* or between a fourth instar mullein bug and a second instar *C. maculata*.

The mean number of feeding punctures (Figure V.3A) was significantly reduced when a first instar mullein bug was in presence of an adult *H. axyridis* than without the intraguild predator (Wilcoxon test:  $X^2 = 8.6414$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.0033$ ) and similarly when a fourth instar mullein bug was in presence of a second instar *C. maculata* (Wilcoxon test:  $X^2 = 5.117$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.0237$ ). The mean number of feeding punctures on apple fruit (Figure V.3A) was not different for first or third instars in presence or in absence of *S. punctillum* adults (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

The mean total time of puncturing on apple fruit (Figure V.3B) was significantly lower when a fourth instar mullein bug was in presence of a second instar *C. maculata* than when no predator was present (Wilcoxon test:  $X^2 = 9.3462$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.0022$ ), but there were no differences for other combinations of insects (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

The mean duration of a puncture on apple fruit (Figure V.3C) did not differ no matter if a predator was present or not, for any of the tested combinations of insects (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

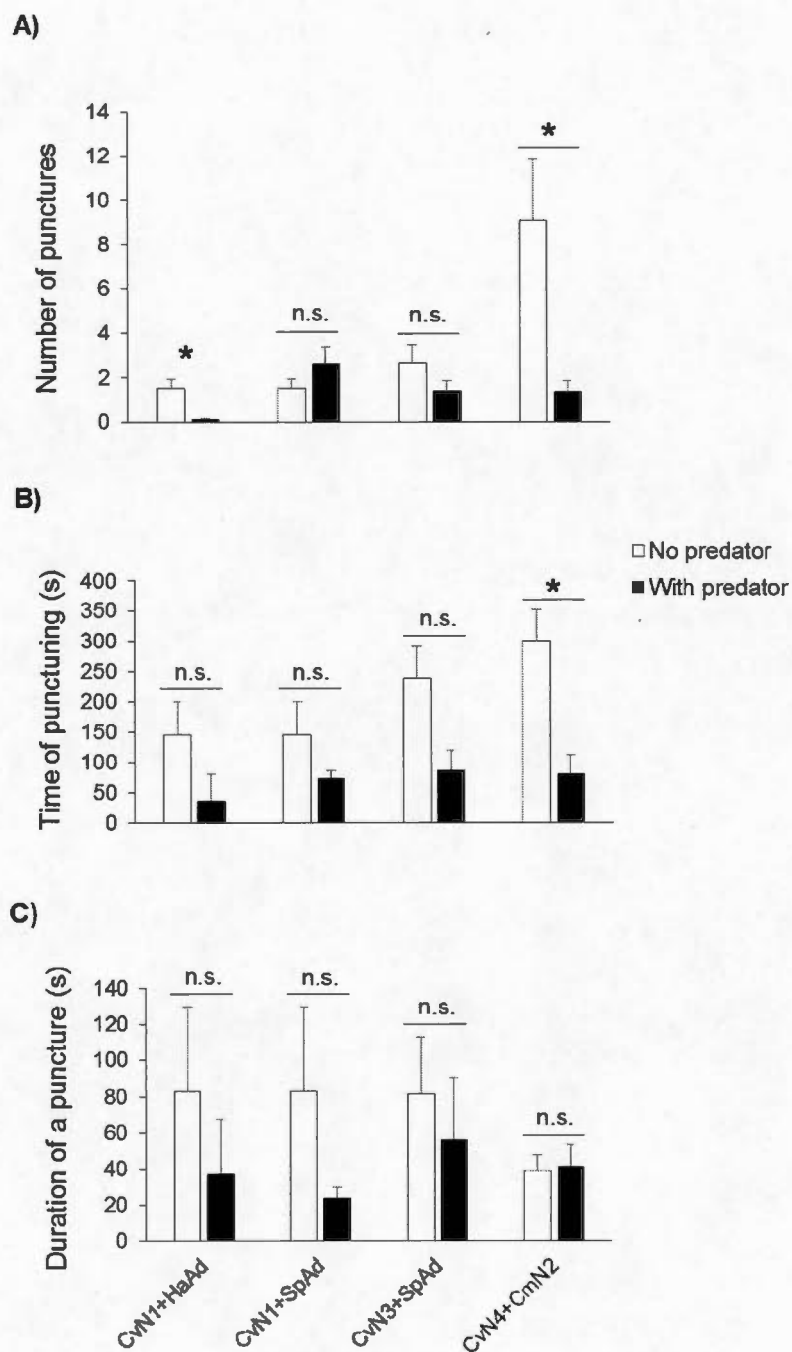


Figure V.3. A) Mean number ( $\pm$  SE) of feeding punctures, B) mean total time ( $\pm$  SE) of puncturing and C) mean duration ( $\pm$  SE) of a puncture on apple fruit by mullein bug

in laboratory according to the presence of a predator. Within each bug-predator combination, an asterisk (\*) indicates a significant difference between the presence of a predator or not (Wilcoxon,  $p \leq 0.05$ ). CvN1+HaAd = *Campylomma verbasci* first nymphal instar + *Harmonia axyridis* adult. CvN1+SpAd = *Campylomma verbasci* first nymphal instar + *Stethorus punctillum* adult. CvN3+SpAd = *Campylomma verbasci* third nymphal instar + *Stethorus punctillum* adult. CvN4+CmN2 = *Campylomma verbasci* fourth nymphal instar + *Coleomegilla maculata* second larval instar.

#### V.5.2.2. In the field

Some dead mullein bug adults were found while opening the sleeve cages at mid-season, indicating that the nymphs had survived to adulthood: 0% in presence of *H. axyridis* (CvN1+HaAd), 18% in presence of *S. punctillum* (CvN1+SpAd), 22% in presence of *S. punctillum* (CvN3+SpAd), and 17% in presence of *C. maculata* (CvN4+CmN2). We also found dead coccinellids in some replicates at mid-season: 71% for *H. axyridis*, 6% for *S. punctillum* (with first instar mullein bug), 6% for *S. punctillum* (with third instar mullein bug) and 6% for *C. maculata*.

The proportion of aborted fruit (Figure V.4A) was not different in presence or in absence of an intraguild predator for any combination of insects at mid-season and at harvest (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

The proportion of damaged fruit (Figure V.4B) was not different in presence or in absence of a predator for any combination of insects at mid-season and at harvest (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

The number of damages on an apple fruit varied between zero to 10 damages at harvest. The mean number of damage (scar of puncturing) per apple fruit (Figure V.4C) was not different in presence or in absence of a predator for any combination of insects at mid-season and at harvest (Wilcoxon tests:  $p > 0.05$ ).

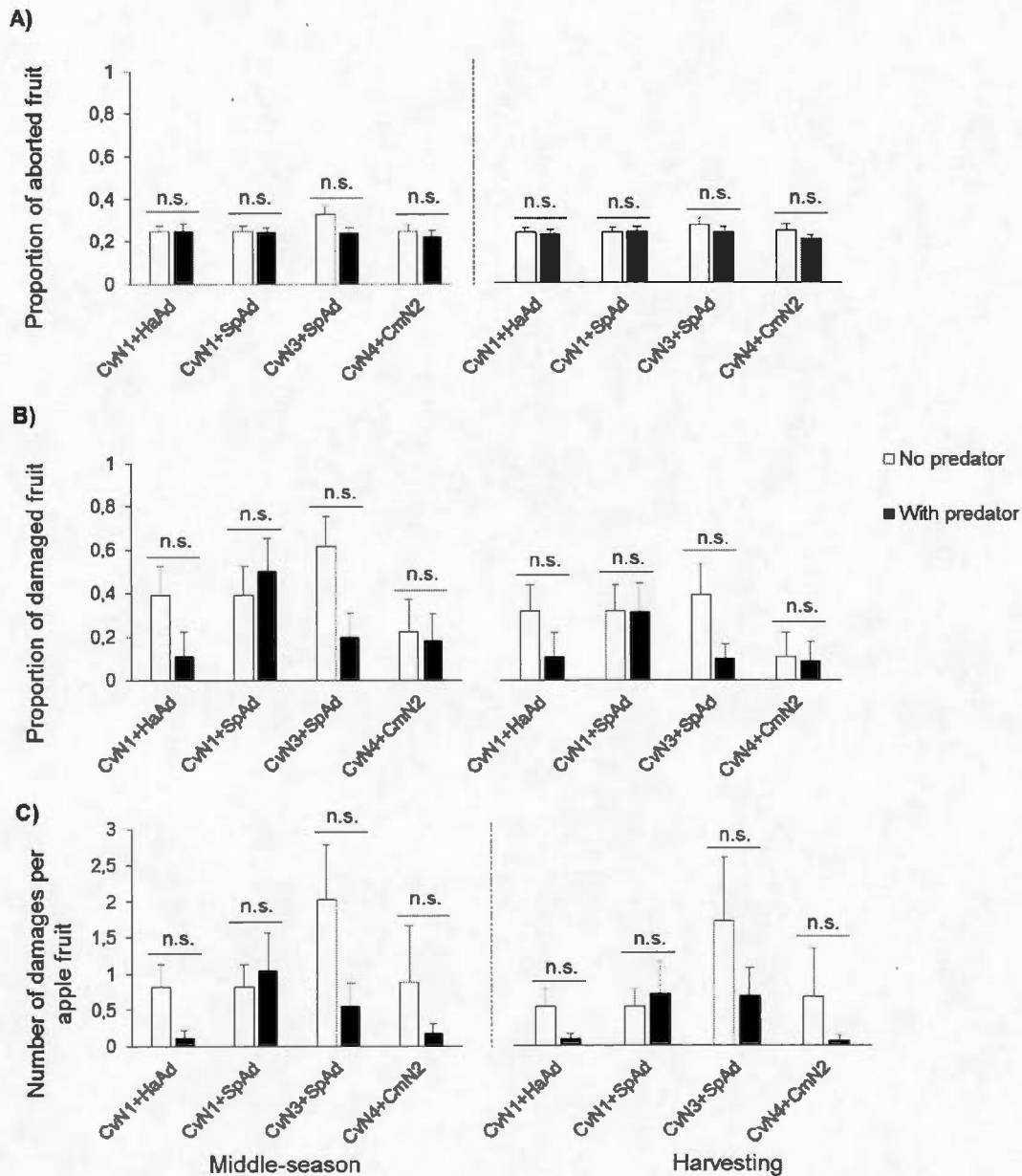


Figure V.4. A) Proportion ( $\pm$  SE) of aborted fruit, B) proportion ( $\pm$  SE) of damaged fruit and C) mean number ( $\pm$  SE) of damages per apple fruit (scar of puncturing) by mullein bug in the field at mid-season and harvest according to the presence of a predator. Within each bug-predator combination, there was no significant difference (Wilcoxon,  $p \leq 0.05$ ). CvN1+HaAd = *Campylomma verbasici* first nymphal instar +



*Harmonia axyridis* adult. CvN1+SpAd = *Campylomma verbasci* first nymphal instar + *Stethorus punctillum* adult. CvN3+SpAd = *Campylomma verbasci* third nymphal instar + *Stethorus punctillum* adult. CvN4+CmN2 = *Campylomma verbasci* fourth nymphal instar + *Coleomegilla maculata* second larval instar.

Globally, the mean size of damaged versus undamaged fruit was not different at mid-season (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.0032$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.9547$ ) and at harvest (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.0771$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.7812$ ), neither the mean fruit weight at harvest (Wilcoxon test:  $X^2 = 0.0530$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.8179$ ).

## V.6. Discussion

Our results support our first hypothesis that the presence of extraguild preys significantly reduces phytophagy of the mullein bug, both in the lab and in the field at mid-season with a density of three bugs. However, they only partially confirm our second hypothesis, that the presence of intraguild predators reduces phytophagy of the mullein bug. All intraguild predators did not induce the same response.

At high spider mites densities, the number of feeding punctures on apple fruit by mullein bug nymphs in laboratory was significantly reduced by 91% at a density of eight spider mites and by 96% at a density of 16 spider mites, compared to the treatment without preys. Globally, the presence of aphids or spider mites resulted in the same response. Similarly, the number of damages per apple fruit in the field was also significantly reduced by 73% at a density of 40 spider mites (vs no prey). Contrary to our results, Reding *et al.* (2001) found that the presence of arthropod prey did not diminish the propensity of mullein bug to feed on fruit. However, in their study, they used 1-2 *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Hemiptera: Aphididae) or *Rhopalosiphum fitchii* Sanderson (Hemiptera: Aphididae) or 10 spider mites (*T. urticae*) per cage.

These prey densities were probably too low to generate differences because we also found no difference at a density of 10 *P. ulmi* per sleeve cage. However, we obtained a clear reduction of the amount of mid-season damage per fruit at higher spider mites densities. In presence of aphids, we found that the number of feeding punctures was significantly reduced only at low prey densities. Aphids are bigger than spider mites and they can dislodge *C. verbasci* nymphs at high density. Indeed, Uiterdijk *et al.* (1997) observed that some aphids can kick away mullein bug nymphs from potato plants. This could explain the lack of differences we observed at high aphid densities where many aphids could have disturbed mullein bug nymphs. Regardless of their size, the mullein bug has an average daily consumption of 8.25 *P. ulmi* and two *A. pomi* (Arnoldi *et al.*, 1992).

To explain why fruit damage by *C. verbasci* nymphs was observed even in presence of extraguild preys, it is important to consider which type of resources is obtained when they feed on plants. Predaceous Heteroptera need to find a substantial amount of water for the considerable amount of digestive enzymes injected into their prey and also to maintain their physiological status (Sinia *et al.*, 2004; Castane *et al.*, 2011) and they can find this high amount of water from plant tissues (Gillespie et McGregor, 2000; Han *et al.*, 2015). This may explain why we still observed a small number of feeding punctures of mullein bug on apples despite the presence of aphids or spider mites in laboratory and similarly, we always observed a level of damage in presence of preys in the field. In fact, several studies on zoophytophagous mirids have shown that plant feeding tends to be constant, even when prey is abundant (Salamero *et al.*, 1987; Gillespie et McGregor, 2000; Sanchez, 2008; Pumarino *et al.*, 2011) and their phytophagy should probably be considered essential rather than facultative (Castane *et al.*, 2011). Nevertheless, other studies on mirids have demonstrated that the presence of preys reduces the production of fruit damage (Lucas et Alomar, 2002; Castane *et al.*, 2003; Sengonca *et al.*, 2003; Castane *et al.*, 2011).

Our second hypothesis on intraguild predators was partially confirmed for feeding punctures in laboratory, but not in our field cage experiments on apple trees. In the laboratory, the presence of *H. axyridis* adults or *C. maculata* second larval instar reduced the number of feeding punctures by mullein bug nymphs on apple fruit. This reduction of feeding punctures may be due to the death of the mullein bugs eaten by the predator, or to a change in the behavior of the mullein bug (e.g. escaping, hiding). However, the predator species influences the response and these differences may be due to the perception of the predator by *C. verbasci*. No differences were observed in presence of *S. punctillum* adults, which are 81% smaller than *H. axyridis* adults. Large-sized *H. axyridis* walking in the arena (Petri dish = 10 cm) could have induced a stress to *C. verbasci* related to intimidation (Preisser *et al.*, 2005), resulting in a reduction of phytophagy. While, the smaller *S. punctillum* could have been no longer identifiable as a potential danger after a few minutes. The reduction of feeding punctures in presence of *C. maculata* second larval instar cannot be explained similarly because the size of both insects were similar and no IGP events occurred during observations. Lucas and Alomar (2002) found no significant differences in tomato fruit damage by *D. tamarinii* in presence or in absence of *M. caliginosus*, but both the intraguild prey and intraguild predator were zoophytophagous and may feed on the fruit. We found no differences in the production of fruit damage in the field by *C. verbasci*, but in our study only the intraguild prey is zoophytophagous as the intraguild predator does not feed on apple. We never observed an increase in the number of feeding punctures in laboratory, nor the production of damage in orchard by mullein bugs in presence of a predator. This suggests that *C. verbasci* could be used together with coccinellids as biocontrol agents without causing an increase in phytophagy. Lucas *et al.* (2009) reached the same conclusions with the mirids *M. caliginosus* and *D. tamarinii* since IGP levels were low between these species.

We evaluated the phytophagy of mullein bug by two different methods: feeding punctures in the laboratory and production of fruit damage in the field. Indeed, fruit

damage is generally used to evaluate the phytophagy, but not all feeding punctures result into damage. If most of the plant feeding punctures were likely related to fruit damage, we would expect to observe a similar pattern in the laboratory (feeding punctures) and in the field (production of fruit damage). In presence of extraguild preys, we observed a reduction of the feeding punctures and a reduction of fruit damage at mid-season. The lack of difference at harvest could be explained by the fact that small or few punctures on fruit are usually outgrown or disappear during fruit growth or because damaged apples often fall on the ground (Ross et Caesar, 1920; Pickett *et al.*, 1941; McMullen et Jong, 1970; Boivin et Stewart, 1982b; Thistlewood *et al.*, 1989b), but dropped and damaged apples represented only 3.1% of the apples in our study. In apple trees, in order to find the required resources for nymphal development, *C. verbasici* may feed on leaves to take water (Gillespie et McGregor, 2000) when preys are abundant, but may feed on fruit (a better quality plant resource; Aubry *et al.*, 2015) when preys are scarce. Montserrat et al. (2004) found that *D. tamaninii*, *M. caliginosus* Wagner (Hemiptera: Miridae) and *Orius majusculus* (Reuter) (Hemiptera: Miridae) spent the same amount of time feeding on leaves when they did not consume prey as when they consumed up to five whitefly pupae. In presence of intraguild predators, mullein bug nymphs could be more cryptic and alter their feeding behaviour to be more phytophagous. The complexity and the size of the experimental arena can change the intensity and the direction of IGP (Hindayana *et al.*, 2001; Frechette *et al.*, 2007; Lucas, 2012). In laboratory, the arena was very simple and observations lasted 15 min. In the field, the arena was more complex with many refuges on the branch of apple tree and the insects stayed there several weeks. This could explain why we found that the presence of some predators significantly reduced the number of feeding punctures in laboratory, but not in the field.

In our study, we found no influence of the presence of extraguild preys, nor of intraguild predators on the abscission of apple fruits. The feeding of heteropterans can produce hormonal imbalances and induce the abscission of plant organs (Hori, 2000).

Abscission of flower and fruit clusters has been described for the mirid *N. tenuis* in tomato crops (Castane *et al.*, 2011). However, an increase in the number of aborted tomatoes was compensated by an increase in the final average weight of each harvested fruit (Sanchez et Lacasa, 2008). In our study, weight and size compensations were not observed as the proportion of aborted fruits was not different in any treatment.

The numerical response of predator-to-prey abundance produces a reduction in prey abundance which, in turn, forces predators to increase their plant feeding and consequently increase crop damage (Castane *et al.*, 2011). In such situations, most of the damage on apple fruits will be caused by the overwintering population and nymphs present during bloom, as adults would tend to leave the apple trees once prey population became depleted. This situation is known for other mirids in open field conditions and in greenhouses (Gabarra *et al.*, 2004; Montserrat *et al.*, 2004; Sanchez, 2008). We did not observe any spider mites in our sleeve cages at mid-season, but absence of preys should not influence phytophagy at this time of fruit growth outside the sensitive period.

Our knowledge of *C. verbasci* feeding habits should be integrated into management programmes in order to minimize risks and maintain its beneficial aspect. A decision chart – based on *C. verbasci* switching from prey to plant feeding according to intraguild predators and extraguild prey abundance – could be developed to prevent high zoophytophagous-to-prey ratios at susceptible apple growth stages. This biocontrol practice has already been used to satisfactorily manage *D. tamaninii* and *D. hesperus* populations in tomato crops (Alomar et Albajes, 1996; Shipp et Wang, 2006).

## V.7. Conclusion

We showed that *C. verbasci* punctured plants for feeding but this feeding behaviour is reduced in presence of extraguild preys and some intraguild predators. The phytophagy

of *C. verbasici* should then be considered essential rather than facultative because plant feeding still occurs even in presence of extraguild preys or intraguild predators. However, the production of fruit damage at harvest was not influenced by the presence of competitors. Other studies should be conducted to measure the effect of intraguild predators on the phytophagy of the mullein bug and other instars and species of intraguild predators should be tested. The simultaneous effect of both extraguild preys and intraguild predators should also be considered.

#### V.8. Acknowledgements

We are grateful to Caroline Belle, Mathieu Ratelle and David Chouinard for their technical assistance. This study was supported by a grant from the Programme de soutien à l'innovation en agroalimentaire du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (Québec, Canada) and a NSERC discovery grant to E. Lucas.



## CHAPITRE VI

### CONCLUSION GÉNÉRALE

La punaise de la molène représente un défi tant pour la compréhension de son comportement trophique que pour la mesure de ses effets dans les programmes de gestion en vergers de pommiers. Les dommages, parfois peu fréquents, semblent résulter soit d'augmentations occasionnelles de la densité des populations au-dessus des seuils économiques, soit de changements inexplicables associés à d'autres facteurs modifiant l'alimentation des larves. La compréhension du comportement trophique de *C. verbaschi* est donc importante pour expliquer et limiter les dommages économiques qu'elle peut occasionner. Cependant, le concept de ravageur n'a pas de réelle validité écologique, mais dans un contexte agricole certains insectes peuvent être considérés comme ravageurs à certains moments et bénéfiques à d'autres (Luckmann et Metcalf, 1975; Alomar et Albajes, 1996). Les termes appliqués à une espèce (i.e. phytozoophage, zoophytophage, prédateur facultatif, ravageur, ...) reflètent davantage la perception de l'observateur plutôt que la proportion réelle de ressources végétales et animales ingérées. En fait, la quantité relative de ressources végétales ou animales consommées par les omnivores a rarement été déterminée (Albajes et Alomar, 2008). L'utilisation des isotopes stables a été envisagée dans cette étude pour tenter de retracer l'historique de l'utilisation des ressources nutritives par *C. verbaschi*, mais nos résultats préliminaires étaient peu concluants. D'un point de vue fondamental, une meilleure compréhension des facteurs qui influencent le changement de comportement trophique est primordiale, tant au niveau individuel, populationnel ou des communautés, notamment l'influence de l'omnivorie sur les interactions dans les réseaux trophiques. D'un point de vue appliqué, une meilleure compréhension de l'écologie de la punaise de la molène pourrait permettre à l'industrie pomicole du Québec de minimiser les risques liés aux dommages occasionnés par cet insecte, tout en profitant de son aspect bénéfique en tant qu'ennemi naturel. Les conclusions de ce doctorat peuvent ainsi être divisées en trois volets : 1) les caractéristiques d'histoire de vie de la punaise de la

molène, 2) les aspects écologiques et l'influence de l'omnivorie sur les interactions biologiques et 3) les aspects appliqués et le statut néfaste/bénéfique de la punaise en vergers de pommiers.

#### IV.1. Caractéristiques d'histoire de vie

Les hôtes de la punaise de la molène sont constitués 1) des plantes ligneuses appartenant à la famille des Rosacées pour la première génération qui va passer l'hiver au stade œuf et 2) de plantes herbacées pour la ou les générations estivales. Les plantes hôtes doivent être capables de soutenir le développement car les larves ne se dispersent pas beaucoup après l'éclosion. Les larves doivent donc trouver dans la plante hôte, non seulement un habitat, mais également toutes leurs ressources nutritives (végétales ou animales). Les pommiers, ou autres plantes hôtes de la première génération, peuvent offrir des ressources végétales (pollen, fruits) et des proies. La molène est considérée comme la plante hôte principale en été et *C. verbasci* se nourrit en piquant les tiges ou en s'attaquant aux proies présentes sur les plants (Thistlewood, 1986). Dans le chapitre 2, nous avons montré que la punaise de la molène peut se développer jusqu'au stade adulte sur une diète composée uniquement de feuilles de molène (25% d'adultes). L'importance de la nutrition de *C. verbasci* sur *V. thapsus* est inconnue (Thistlewood, 1986). Nos résultats montrent cependant que l'hôte estival principal est capable de soutenir le développement larvaire en absence de ressources animales.

Concernant les premiers stades larvaires, la littérature nous informe que la consommation de proies est obligatoire pour le développement des stades 1 et 2, mais seulement en faible quantité comparativement aux ressources végétales (McMullen et Jong, 1970; Niemczyk, 1978). Chez un autre miride, *D. tamaninii*, certaines larves peuvent survivre jusqu'au stade 2 sans sources de nourriture (Lucas et Alomar, 2001). Nos résultats ont toutefois montré que seulement 15% des larves de *C. verbasci* survivaient jusqu'au stade 2 en absence de nourriture (chapitre 2), alors que plus de

80% des larves survivaient jusqu'au stade 2 sur trois diètes végétales : feuilles de molène, pollen et pommes + pollen. Lorsque les diètes sont composées de pucerons vivants avec des feuilles de pomme de terre ou des pommes, seulement 35-45% des larves survivaient jusqu'au stade 2. Nos résultats (chapitre 2) montrent donc que les ressources animales ne sont pas nécessaires pour le développement des deux premiers stades larvaires, même si le temps de développement de ces stades est plus long sur diètes végétales. L'éclosion des œufs de la première génération a lieu au moment de la floraison des pommiers (Thistlewood *et al.*, 1990) et de nombreuses ressources végétales (pollen, nectar, carpelles, feuilles) sont à la disposition des larves de premiers stades pour leur développement. Le temps alloué à la recherche de proies devrait donc diminuer si les ressources végétales sont adéquates et suffisantes pour le développement. De plus, les larves de stades 1 mesurent 0,6 mm et celles de stade 2 mesurent 0,85 mm (Leonard, 1915). Ces minuscules larves vivent cachées dans les bouquets floraux et souvent à l'intérieur de la corolle (Thistlewood et Smith, 1996). Chez les Miridae pratiquant l'omnivorie véritable, les adultes et les derniers stades larvaires tendent plus vers la prédation que les jeunes stades (Kullenberg, 1944; Herrera, 1965; Libutan et Bernardo, 1995; Wheeler, 2001). Ainsi, d'après nos résultats (chapitre 2), les larves de stades 1 et 2 de *C. verbascoi* doivent avoir une plus grande tendance phytophage que zoophage d'après leur comportement cryptique et leur capacité à se développer sur certaines ressources végétales.

Pour les stades plus âgés, nos résultats (chapitre 2) ont montré que le développement jusqu'au stade adulte était possible sur des ressources végétales (feuilles de molène et pommes + pollen), sur des ressources animales (œufs d'*Ephestia*, œufs de *Sitotroga*, pucerons congelés) et sur des diètes mixtes (pucerons + feuilles de pomme de terre, pommes + pucerons + feuilles de pomme de terre et diète d'élevage). Cependant, la survie des larves élevées sur diètes végétales (feuilles de molène, pollen et pommes + pollen) chutait de 25-35% au stade 3. Au stade 4, la survie était seulement de 10% sur une diète composée uniquement de pollen. De plus, les temps de développement des

larves de stades 4 et 5 sur diètes végétales étaient plus longs qu'en présence d'œufs d'*Ephestia* sp. ou de la diète d'élevage. Lorsque ces stades sont présents en vergers, la floraison des pommiers est généralement terminée et l'accès au pollen, au nectar ou aux carpelles n'est plus possible. Les larves de stade 4 mesurent 1,5 mm et les larves de stade 5 mesurent 1,9 mm (Leonard, 1915). Ces larves de derniers stades, qui n'ont plus accès à des ressources végétales de qualité, sont imposantes et ont probablement de plus fortes tendances prédatrices. La plupart des zoophytophages tendent à être phytozoophages dans leurs jeunes stades et consomment à la fois des proies et des ressources végétales seulement aux stades plus âgés (Cisneros et Rosenheim, 1997; Smith, 1923).

Nos résultats basés sur la diète (chapitre 2) confirment que la punaise de la molène est un omnivore facultatif et opportuniste car elle peut se développer à la fois sur des diètes végétales ou des diètes animales. Cependant, nos résultats ont montré que le développement était plus lent sur diètes végétales (chapitre 2) et impossible sur pomme à partir du stade 1 même lorsque l'intégrité des fruits avait été altérée (chapitre 3). McMullen et Jong (1970) ont également trouvé que le développement était plus lent et la fécondité diminuée en absence de proies. Nos résultats confirment le statut zoophytophage de la punaise de la molène (Fauvel, 1999). En fait, le comportement trophique de *C. verbasci* va dépendre des compromis entre la disponibilité des ressources adéquates (« suitable »), la crypticité des jeunes larves et les risques de prédation ou de blessures.

#### IV.2. Aspects écologiques

Au niveau individuel, la capacité d'exploiter à la fois des ressources végétales et animales peut bénéficier aux omnivores de plusieurs façons. Concernant les bénéfices nutritionnels, il faut faire la distinction entre une source de nourriture complémentaire (i.e. qui complète une diète avec des éléments limités) et une source de nourriture

supplémentaire (i.e. qui peut substituer une autre source de nourriture) (Coll et Guershon, 2002). D'après nos résultats (chapitre 2), les diètes végétales composées de feuilles de molène ou de pommes + pollen peuvent soutenir un développement jusqu'à l'âge adulte et constituent donc des sources de nourriture supplémentaires. De plus, la pomme a un effet synergique sur le pollen. L'omnivorie peut également constituer une stratégie adaptative, notamment dans les habitats pourvus d'une grande variabilité dans l'abondance du type de nourriture. Ainsi, les omnivores peuvent persister dans des habitats où un type de nourriture devient rare ou de mauvaise qualité. Dans le cas de la punaise de la molène, les ressources végétales permettant le développement jusqu'à l'âge adulte (chapitre 2) sont disponibles seulement en début de saison. En effet, le pollen est disponible pendant la floraison des pommiers et le nombre de piqûres de nutrition est plus important lorsque les fruits mesurent moins de 10 mm (chapitre 4). De plus, les populations de proies peuvent fluctuer au cours de la saison et le changement trophique permet ainsi à la punaise de la molène de survivre en période de rareté des proies. Les zoophytophages peuvent également réduire la compétition interspécifique, le cannibalisme et les risques de prédation en se nourrissant sur des ressources végétales, notamment lorsque les prédateurs se concentrent dans les agrégats de proies (Cottrell et Yeargan, 1998; Coll et Guershon, 2002). Cependant, nos résultats (chapitre 5) montrent que la présence de certains prédateurs intraguildes réduit la phytophagie de la punaise de la molène, ce qui pourrait être attribué à un stress chez cette dernière. Par ailleurs, la présence de compétiteurs intraguildes peut ralentir le développement des zoophytophages (Lucas et Alomar, 2002). L'omnivorie n'a pas que des avantages, mais elle a également des coûts. Par exemple, un omnivore peut être blessé ou tué lorsqu'il s'attaque à une proie. La zoophagie peut aussi fournir une valeur énergétique nette plus faible que la phytophagie lorsque les coûts de poursuite, de capture ou de consommation des proies sont importants (Coll et Guershon, 2002). Cela peut être particulièrement vrai pour les jeunes stades larvaires de *C. verbaschi* qui sont petits et cryptiques. Le maintien de l'omnivorie est donc un avantage adaptatif par rapport aux herbivores ou aux prédateurs stricts.



Au niveau populationnel, chaque population peut exhiber un degré différent d'omnivorie et différents niveaux de spécificité de plantes et de proies. En général, se nourrir sur du matériel végétal de qualité supérieure, tel que le pollen et les fruits pour la punaise de la molène (chapitre 2), augmente souvent la densité des populations d'omnivores pas seulement au niveau des agrégations locales, mais parce que cela améliore la reproduction et diminue leur mortalité permettant des croissances de populations plus rapides (Coll et Guershon, 2002). Dans le cas de la punaise de la molène, la phytophagie peut permettre le maintien des stades plus âgés zoophytophages lorsque les proies sont indisponibles. Les adultes sont beaucoup plus mobiles que les larves par leur capacité à voler. Par exemple, les adultes de punaises de la molène peuvent s'attaquer à des colonies de pucerons et s'envoler rapidement lorsque des fourmis viennent défendre les colonies (observations personnelles). Cependant, les zoophytophages peuvent monopoliser les ressources végétales. Ainsi, les stades larvaires de la punaise de la molène peuvent s'attaquer aux herbivores ou peuvent déplacer les herbivores des sites d'alimentation et bénéficier indirectement des plantes.

Au niveau des communautés, l'omnivorie peut tamponner les effets des cascades trophiques grâce à la consommation de proies à plusieurs niveaux trophiques (Polis, 1994). En fait, le changement d'une alimentation animale à végétale va permettre de fournir un refuge pour les proies à faibles densités. La diminution de la pression de prédation par les stades phytozoophages (Pimm et Rice, 1987), tel que les jeunes stades de la punaise de la molène, va alors augmenter la stabilité des communautés. Ainsi, l'omnivorie peut réduire l'impact des perturbations (épidémies ou chutes des populations de proies) et promouvoir la stabilité des réseaux trophiques, au contraire des prédateurs stricts.



### IV.3. Aspects économiques

En contexte agricole, les zoophytophages peuvent être considérés soit comme ravageurs, soit comme bénéfiques. Leur utilisation comme agents de lutte biologique peut résulter en des dommages, tels que ceux occasionnés par la punaise de la molène en vergers de pommiers. Cependant, ces prédateurs facultatifs peuvent jouer un rôle important dans les programmes de gestion des ravageurs, notamment dans les cultures annuelles et pérennes. Leur tendance omnivore augmente leur survie durant les périodes de rareté des proies et contribuent à la persistance des populations. Cette flexibilité trophique améliore ainsi leur valeur comme agents de lutte biologique. Par contre, les mirides pourraient être négligés comme agents de lutte biologique en partie à cause du fait que des études d'histoire de vie ont été conduites sur relativement peu d'espèces de cette famille diversifiée (Wheeler, 2001). Ainsi, la gestion des zoophytophages pose des problèmes particuliers car ils peuvent être des ravageurs, mais ils font également partie des complexes d'ennemis naturels.

Pour un producteur, le but est donc de minimiser les dommages occasionnés par ce zoophytophage tout en profitant de son rôle bénéfique de prédateur en dehors de la fenêtre restreinte de sensibilité de la culture. La punaise de la molène est clairement utile durant une grande partie de la saison, mais les coûts attribués aux dommages ne doivent pas dépasser les bénéfices de la prédation. De plus, l'application de pesticides a été reliée à une perte de prédation pouvant entraîner une augmentation des populations de proies (Sterling *et al.*, 1989). Donc, des traitements inutiles, lorsque la punaise ne cause plus de dommages (après floraison), auront un impact négatif sur les ennemis naturels indigènes et donc sur la prédation naturelle. Cependant, la punaise de la molène est un prédateur généraliste (Niemczyk et Pruska, 1986) et son potentiel en lutte biologique peut être diminué par un faible taux de prédation et de faibles densités occasionnelles (Niemczyk, 1978), aussi bien que par sa tendance à causer des dommages à ses plantes hôtes (Wheeler, 2001).

Dans le cas particulier de la punaise de la molène en vergers de pommiers, l'aspect néfaste des dommages causés par ses piqûres est limité à une fenêtre de temps relativement courte. En effet, les dommages aux pommes occasionnés par sa phytophagie ont cours de la floraison des pommiers et jusqu'à ce que les fruits atteignent environ 10 mm (environ trois semaines après la floraison). La difficulté de lutter contre la punaise lors de cette période vient du fait que les insecticides ne peuvent pas être utilisés en vergers durant la floraison afin de protéger les pollinisateurs. Les insecticides utilisés avant la floraison peuvent réduire fortement les densités de *C. verbasci*, alors que les traitements réalisés après la floraison ont un impact limité (Reding et Beers, 1996) étant donné qu'une partie des dommages peut déjà avoir été occasionnée. De plus, les dommages réellement observés en fin de saison ne sont pas nécessairement encore visibles pendant la période de sensibilité des fruits. Il faut donc prévoir les dommages potentiels selon les populations de proies pendant la période entre la floraison et jusqu'à ce que les fruits atteignent 10 mm. Tout ceci complique la prévention des dommages de *C. verbasci* en vergers.

*Quels seraient les possibilités pour une gestion efficace de la punaise de la molène ?*

L'habitat peut grandement affecter le nombre d'insectes immigrants (Altieri et Letourneau, 1984) et il est possible de diminuer la densité de zoophytophages potentiellement dommageables en gérant les plantes hôtes sélectivement (Fye, 1980; Fleischer et al., 1989). Cependant, l'hôte hivernal de *C. verbasci* étant le pommier, on ne peut pas sélectionner des cultivars peu sensibles sans tenir compte des envies des consommateurs. Une étude a été réalisée sur l'effet de la gestion de *V. thapsus*, l'hôte estival, sur les populations de *C. verbasci* en vergers de pommiers (Thistlewood, 1986), mais l'absence de relation de cause à effet a été attribuée à la polyphagie de la punaise et sa dispersion. Donc, on ne peut pas minimiser les dommages de la punaise de cette

façon. Par contre, la molène pourrait être utilisée en été pour recruter les adultes de punaises.

La manipulation de la densité de proies de la punaise de la molène pourrait également permettre de réduire les populations de proies au printemps suivant (Thistlewood et Smith, 1996). Ainsi, si de nombreux œufs de tétranyques sont présents sur les branches de pommiers au moment de la floraison, les jeunes larves phytozoophages pourraient avoir de plus fortes tendances zoophytophages. En effet, Lord (1971) a observé que les dommages étaient rares dans les vergers avec de fortes populations de tétranyques, observation concordant avec celles des conseillers pomicoles du Québec.

Enfin, l'utilisation d'une phéromone sexuelle de la punaise de la molène (Smith *et al.*, 1991) pourrait être utilisée pour réduire les accouplements avant la ponte hivernale. Cependant, plusieurs paramètres nécessitent d'être déterminés avant de pouvoir envisager la confusion sexuelle comme option de lutte contre ce miride.

#### *Charte de gestion de la punaise de la molène en vergers de pommiers au Québec*

Les résultats issus de chacun des chapitres de cette thèse peuvent être intégrés dans une charte de gestion à l'intention des agronomes et des producteurs de pommes du Québec. Cet outil peut ainsi les aider dans la gestion intégrée de la punaise de la molène et à décider à quel moment utiliser des traitements insecticides afin de minimiser les risques de dommages. Cette charte de gestion (Figure VI.1) est basée sur 1) le cultivar de pommier, 2) le stade phénologique du pommier, 3) le stade de développement de la punaise, 4) l'abondance relative de la punaise, 5) l'abondance relative des proies et 6) la présence d'ennemis naturels.

- 1) Le cultivar de pommier : la sensibilité de plusieurs cultivars a été évaluée dans la littérature et au chapitre 4. Les cultivars peu sensibles aux dommages (Honeycrisp, Lobo, Royal Cortland, Golden Russet, Imperial

McIntosh et Marshall McIntosh) occasionnés par les piqûres de nutrition de la punaise de la molène n'ont pas besoin d'une gestion particulière de cet insecte. Cependant, les cultivars très sensibles (e.g. Délicieuse rouge) doivent être suivis de près lorsque la punaise de la molène est présente.

- 2) Le stade phénologique du pommier : d'après la littérature, la punaise de la molène est dommageable lorsqu'elle pique les fleurs ou les fruits en développement jusqu'à 10 mm (chapitre 4). Lorsque les pommes en développement mesurent plus que 10 mm, la présence de punaises n'a pas besoin d'être suivie. Par contre, si des punaises sont observées entre la floraison et 10 mm, le dépistage de la punaise doit continuer.
- 3) Le stade de développement de la punaise : les jeunes stades de punaise de la molène sont plutôt phytozoophages, alors que les stades plus âgés sont zoophytophages. Toutefois, nos résultats (chapitre 4) ont montré que les larves de stade 5 piquaient plus souvent les pommes que les stades 1, 2 et 3. Donc, la présence de larves de punaises, quel que soit le stade larvaire, doit être prise en compte.
- 4) L'abondance relative de la punaise : les seuils d'intervention sont variables, mais ceux utilisés en Ontario sont de 3 à 5 punaises par 25 battages (25 branches de pommiers). Ainsi, lorsque les densités de punaises sont de moins de 3 individus par battage, il n'est pas nécessaire d'intervenir. Par contre, si les densités sont moyennes (3 à 5) ou fortes (plus que 5 individus), la présence de proies doit être prise en compte.
- 5) L'abondance relative des proies : d'après nos résultats, une forte abondance de proies (au moins 8 fois la densité de punaises) peut réduire la phytophagie (chapitre 5). Si la densité de punaises était moyenne : soit la densité de proies est forte et l'intervention n'est pas nécessaire, soit la densité de proies est faible et il faut alors regarder la présence de prédateurs. Si la densité de punaises est élevée et que i) la densité de proies est forte, il



Figure VI.1 : charte de gestion de la punaise de la molène en vergers de pommiers au Québec.

Cette charte de gestion de la punaise de la molène en vergers de pommiers au Québec est issue de résultats de laboratoires et d'essais sur le terrain, mais certains sont préliminaires. En particulier, les densités relatives de punaises, de proies et de prédateurs doivent être vérifiées en conditions de production. Au Québec, les seuils de dépistage de la punaise de la molène sont peu utilisés et les agronomes estiment plutôt les populations à l'œil. Il faudrait donc établir une méthode d'estimation plus représentative et facile d'utilisation pour déterminer les populations de *C. verbasci*. De plus, nos résultats ne tiennent compte que de la présence d'un seul prédateur dans une enceinte (boîte de Petri ou manchon en mousseline) et seulement 3 espèces de Coccinellidae ont été testées. Les autres cultivars communs au Québec devraient également être testés afin de vérifier leur sensibilité aux dommages occasionnés par la punaise de la molène. D'après nos résultats et la littérature, seuls les cultivars Délicieuse (rouge et jaune) sont les plus sensibles, mais la sensibilité pourrait varier en fonction de la taille des populations. Enfin, cette charte devrait être testée en vergers commerciaux, afin de valider son efficacité en conditions réelles de production.



## BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, D. L. (1984). *The apple tree: physiology and management*. London: Grower Books.
- Abrams, P. A. (1987). The functional responses of adaptative consumers of two resources. *Theoretical Population Biology*, 32, 262-288.
- Acquafresca, S. et Newton, W. (1986). Green apple aphid and *Campylomma* bug – Apples. *Research Reports: 67<sup>th</sup> Annual Western Orchard Pest and Disease Management Conference*, Portland, Oregon.
- Addison, J. A., Hardman, J. M. et Walde, S. J. (2000). Pollen availability for predaceous mites on apple: spatial and temporal heterogeneity. *Experimental & Applied Acarology*, 24, 1-18.
- Agnello, A. M., Gardner, R., Helms, M., Landers, A., Rosenberger, D., Cox, K., Carroll, J., Robinson, T., Breth, D. et Kain, D. (2012). *Pest management guidelines for commercial tree-fruit production*. Ithaca, New York: Cornell Coop. Extension.
- Agrawal, A. A. et Klein, C. N. (2000). What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 525-535.
- Agrawal, A. A., Kobayashi, C. et Thaler, J. S. (1999). Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology*, 8, 518-523.
- Albajes, R. et Alomar, O. (1999). Use and potentialities of polyphagous predators. Dans R. Albajes, M. L. Gullino, J. C. van Lenteren et Y. Elad (ed.), *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops* (p. 265-275). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Albajes, R. et Alomar, O. (2008). Facultative Predators. Dans J. L. Capinera (ed.), *Encyclopedia of Entomology* (p. 1400-1405). Netherlands: Springer.
- Albajes, R., Castane, C., Gabarra, R. et Alomar, O. (2006). Risks of plant damage caused by natural enemies introduced for arthropod biological control. Dans F. Bigler, D. Babendreier et U. Kuhlmann (ed.), *Environmental Impact of*

*Invertebrates for Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment*. Oxon: CABI Publishing.

- Aldana, M., Pulgar, J. M., Ogalde, F. et Ojeda, F. P. (2002). Morphometric and parasitological evidence for ontogenetic and geographical dietary shifts in intertidal fishes. *Bulletin of Marine Science*, 70(1), 55-74.
- Alomar, O. (2007). Facultative Predation as a Biological Control. Dans D. Pimentel (ed.), *Encyclopedia of Pest Management* (pp. 172-174). New York: CRC Press.
- Alomar, O. et Albajes, R. (1996). Greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation and tomato fruit injury by the zoophytophagous predator *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae). Dans O. Alomar et R. N. Wiedenmann (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 155-177). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Alomar, O. et Wiedenmann, R. N. (1996). *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Alomar, O., Castane, C., Gabarra, R. et Albajes, R. (1990). Mirid bugs – another strategy for IPM on Mediterranean vegetable crops? *IOBC/WPRS Bulletin*, 13(5), 6-9.
- Alomar, O., Castane, C., Gabarra, R., Arno, J., Arino, J. et Albajes, R. (1991). Conservation of native mirid bugs for biological control in protected and outdoor tomato crops. *Bulletin IOBC*, 14, 33-42.
- Altieri, M. A. et Letourneau, D. K. (1984). Vegetation diversity and insect pest outbreaks. *CRC Critical Review of Plant Sciences*, 2(2): 131-169.
- Anonymous. (1990). *Integrated pest management for apple orchards in Ontario. A handbook for growers, scouts and consultants*. Toronto: Ontario Ministry of Agriculture and Food.
- Anonymous. (1992). *Tree fruit production guide for interior districts*. Victoria: British Columbia Ministry of Agriculture and Fisheries.
- Arim, M. et Marquet, P. A. (2004). Intraguild Predation: A Widespread Interaction Related to Species Biology. *Ecology Letters*, 7, 557-564.

- Arnoldi, D., Stewart, R. K. et Boivin, G. (1992). Predatory mirids of the green apple aphid *Aphis pomi*, the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* and the European red mite *Panonychus ulmi* in apple orchards in Quebec. *Entomophaga*, 37, 283-292.
- Aubry, O., Cormier, D., Chouinard, G. et Lucas, E. (2011). Influence du cultivar de pommier et de l'intégrité du fruit sur le développement de la punaise omnivore *Campylomma verbasci* (Hemiptera : Miridae). *Entomologie Faunistique*, 63, 91-96.
- Aubry, O., Cormier, D., Chouinard, G. et Lucas, E. (2015). Influence of plant, animal and mixed resources on development of the zoophytophagous plant bug *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology*, 25(12), 1426-1442.
- Aveling, C. (1981). Action of mephosfolan on anthocorid predators of *Phorodon humuli*. *Annals of Applied Biology*, 97, 155-164.
- Badalamenti, F., D'Anna, G., Pinnegar, J. K. et Polunin, N. V. C. (2002). Size-related trophodynamic changes in three target fish species recovering from intensive trawling. *Marine Biology*, 141, 561-570.
- Baptist, B. A. (1941). The morphology and physiology of the salivary glands of Hemiptera-Heteroptera. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 83, 91-139.
- Bartlett, D. (1996). Feeding and egg laying behaviour in *Campylomma verbasci* Meyer (Hemiptera: Miridae). (Unpublished master's thesis). Simon Fraser University, BC, Canada.
- Becker, P. (1974). *Pests of ornamental plants*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food Bulletin, 97. London: Her Majesty's Stationery Office.
- Beckman, N. et Hurd, L. E. (2003). Pollen feeding and fitness in praying mantids : the vegetarian side of a tritrophic predator. *Environmental Entomology*, 32, 881-885.
- Bernays, E. A. (1982). The insect on the plant – a closer look. Dans J. H. Visser et A. K. Minks (ed.), *Proceedings, 5th International Symposium Insect-Plant Relationships* (p. 3-17). Wageningen, the Netherlands: Centre for Agricultural Publishing & Documentation.

- Bjorndal, K. A. (1991). Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology*, 72, 1234-1241.
- Boivin, G. et Stewart, R. K. (1982a). Phénologie et comportement biologique de cinq espèces de Miridae phytophages (Hemiptera: Miridae) dans une pommeraie du sud-ouest du Québec. *Annales de la Société entomologique du Québec*, 27(3), 148-157.
- Boivin, G. et Stewart, R. K. (1982b). Identification and evaluation of damage to McIntosh apples by phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) in southwestern Quebec. *Canadian Entomologist*, 114(11), 1037-1045.
- Boivin, G. et Stewart, R. K. (1983a). Seasonal development and interplant movements of phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) on alternate host plants in and around an apple orchard. *Annals of the Entomological Society of America*, 76, 776-780.
- Boivin, G. et Stewart, R. K. (1983b). Distribution of phytophagous mirids on apple trees in relation to habitat availability. *Environmental Entomology*, 12, 1641-1645.
- Boivin, G. et Stewart, R. K. (1983c). Spatial dispersion of phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) on apple trees. *Journal of Economic Entomology*, 76, 1242-1247.
- Boivin, G. et Stewart, R. K. (1984). Effect of height and orientation of flight traps for monitoring phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) in an orchard. *Revue d'Entomologie du Québec*, 29, 17-21.
- Boivin, G., Stewart, R. K. et Rivard, I. (1982). Sticky traps for monitoring phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) in an apple orchard in southwestern Quebec. *Environmental Entomology*, 11, 1067-1070.
- Bonnet, D. et Carlotti, F. (2001). Development and egg production in *Centropages typicus* (Copepoda : Calanoida) fed different food types : a laboratory study. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 133-148.
- Borer, E. T., Briggs, C. J. et Holt, R. D. (2007). Predators, parasitoids, and pathogens: a cross-cutting examination of intraguild predation theory. *Ecology*, 88, 2681-2688.

- Boyd, D. W., Cohen, A. C. et Alverson, D. R. (2002). Digestive enzymes and stylet morphology of *Deraeocoris nebulosus* (Hemiptera : Miridae), a predacious plant bug. *Annals of the Entomological Society of America*, 95, 395-401.
- Braimah, S. A., Kelton, L. A. et Stewart, R. K. (1982). The predaceous and phytophagous plant bugs (Heteroptera: Miridae) found on apple trees in Quebec. *Naturaliste Canadien (Quebec)*, 109, 153-180.
- Brodeur, J. et Rosenheim, J. A. (2000). Intraguild predation in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97, 93-108.
- Brown, G. C. et Shanks, C. H. Jr. (1976). Mortality of twospotted spider mite (*Tetranychus urticae*) predators (*Amblyseius fallacis*, *Orius tristicolor*) caused by the systemic insecticide, carbofuran. *Environmental Entomology*, 5, 1155-1159.
- Brown, M. W. et Miller, M. M. (1998). Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News*, 109, 143-151.
- Bryan, D. E., Jackson, C. G., Carranza, R. L. et Neemann, E. G. (1976). *Lygus hesperus*: Production and development in the laboratory. *Journal of Economic Entomology*, 69, 127-129.
- Buck, T. L., Breed, G. A., Pennings, S. C., Chase, M. E., Zimmer, M. et Carefoot, T. H. (2003). Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 292, 103-116.
- Bush, M., Dunley, J. E., Beers, E. H., Brunner, J. F., Walsh, D. B., Xiao, C.-I., Elfving, D., Davenport, J., Smith, T. J. et Daniels, C. (2012). *Crop protection guide for tree fruits in Washington*. Bulletin EB0419. Pullamn, WA: Washington State University Cooperative Extension.
- Campos, C., Ojeda, R., Monge, S. et Dacar, M. (2001). Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology*, 26, 142-149.
- Castane, C., Iriarte, J. et Lucas, E. (2002). Comparison of prey consumption by *Dicyphus tamaninii* reared conventionally, and on a meat-based diet. *Biocontrol*, 47, 657-666.

- Castane, C., Alomar, O. et Riudavets, J. (2003). Potential risk of damage to zucchinis caused by mirid bugs. *IOBC/WPRS Bulletin*, 26, 135-138.
- Castane, C., Arno, J., Gabarra, R. et Alomar, O. (2011). Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. *Biological Control*, 59, 22-29.
- China, W. E. (1933). A new family of Hemiptera-Heteroptera with notes on the phylogeny of the suborder. *Journal of Natural History*, 12(68), 180-196.
- Chouinard et coll. (2015). *Guide de référence en production fruitière intégrée à l'intention des producteurs de pommes du Québec*. (<http://web2.irda.qc.ca/reseaupommier>).
- Cisneros, J. J. et Rosenheim, J. A. (1997). Ontogenetic change of prey preference in the generalist predator *Zelus renardii* and its influence on predator-predator interactions. *Ecological Entomology*, 22, 399-407.
- Cobben, R. H. (1968). *Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing & Documentation.
- Cobben, R. H. (1978). *Evolutionary trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies*. Wageningen, Veenman: Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen.
- Cobben, R. H. (1979). On the original feeding habits of the Hemiptera (Insecta): a reply to Merrill Sweet. *Annals of the Entomological Society of America*, 72, 711-715.
- Cohen, A. C. (1990). Feeding adaptations of some predaceous Hemiptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 83, 1215-1223.
- Cohen, A. C. (1993). Organization of digestion and preliminary characterization of salivary trypsin-like enzymes in a predaceous heteropteran, *Zelus renardii*. *Journal of Insect Physiology*, 39, 823-829.
- Cohen, A. C. (1996). Plant feeding by predatory Heteroptera: evolutionary and adaptational aspects of trophic switching. Dans O. Alomar et R. N. Wiedenamnn (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 1-17). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.



- Cohen, A. C. (1998a). Solid-to-liquid feeding. The inside(s) story of extra-oral digestion in predaceous Arthropoda. *American Entomologist*, 44(2), 103-116.
- Cohen, A. C. (1998b). Biochemical and morphological dynamics and predatory feeding habits in terrestrial Heteroptera. Dans M. Coll et J. R. Ruberson (ed.), *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control* (p. 21-32). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Cohen, A. C. (2000). How carnivorous bugs feed. Dans C. W. Schaefer et A. R. Panizzi (ed.), *Heteroptera of Economic Importance* (p. 563-570). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press LLC.
- Cohen, A. C. et Byrne, D. N. (1992). *Geocoris punctipes* as a predator of *Bemisia tabaci*: A laboratory evaluation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64, 195-202.
- Cohen, A. C. et Patana, R. (1984). Ontogenetic and stress-related changes in hemolymph chemistry of beet armyworms. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 71A, 193-198.
- Cohen, A. C. et Patana, R. (1985). Chemical composition of tobacco budworm eggs during development. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 81B, 165-169.
- Cohen, A. C. et Tang, R. (1997). Relative prey weight influences handling time and biomass extraction in *Sinea confusa* and *Zelus renardii* (Heteroptera: Reduviidae). *Environmental Entomology*, 26, 559-565.
- Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia*, 105, 214-220.
- Coll, M. (1998). Living and feeding on plants in predatory Heteroptera. Dans M. Coll et J. R. Ruberson (ed.), *Predatory Heteroptera in Agroecosystems: Their Ecology and Use in Biological Control* (p. 89-130). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Coll, M. et Bottrell, D. G. (1991). Microhabitat and resource selection of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) and its natural enemies in Maryland field corn. *Environmental Entomology*, 20, 526-533.
- Coll, M. et Bottrell, D. G. (1992). Mortality of European corn borer larvae by enemies in different corn microhabitats. *Biological Control*, 2, 95-103.

- Coll, M. et Guershon, M. (2002). Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*, 47, 267-297.
- Coll, M. et Izraylevich, S. (1997). When predators also feed on plants: effects of competition and plant quality on omnivore-prey population dynamics. *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 155-161.
- Coll, M. et Ruberson, J. R. (1998a). *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control*. Entomological Society of America, Lanham, Maryland.
- Coll M. et Ruberson, J. R. (1998b). Predatory Heteroptera: an important yet neglected group of natural enemies. Dans M. Coll et J. R. Ruberson (ed.), *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control* (p. 1-6). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Coll, M., de Mendoza, L. G. et Roderick, G. K. (1994). Population structure of a predatory beetle: the influence of gene flow for intertrophic level interactions. *Heredity*, 72, 228-36.
- Collyer, E. (1953). Biology of some predatory insects and mites associated with the fruit tree red spider mite (*Metatetranychus ulmi* (Koch)) in south-eastern England II. Some important predators of the mite. *Journal of Horticultural Science*, 28, 85-97.
- Conti, E. et Bin, F. (2001). Native *Lygus* spp. (Heteroptera: Miridae) damaging introduced *Hibiscus cannabinus* in Italy. *Journal of Economic Entomology*, 94, 648-657.
- Cooper, W. E. (2002). Convergent evolution of plant chemical discrimination by omnivorous and herbivorous scleroglossan lizards. *Journal of Zoology*, 257, 53-66.
- Cooper, W. E. et Habegger, J. J. (2000). Elevated tongue-flicking and biting by the insectivorous lygosomine skink *Mabuya macularia* to prey, but not plant chemicals. *Ethology Ecology and Evolution*, 12, 175-186.
- Cooper, W. E. et Habegger, J. J. (2001). Prey, but not plant chemical discrimination by the lizard *Gerrhosaurus nigrolineatus*. *African Zoology*, 36, 55-62.
- Cooper, W. E. et Vitt, L. J. (2002). Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology*, 257, 487-517.

- Cooper, W. E., Al-Johany, A. M., Vitt, L. J. et Habegger, J. J. (2000). Responses to chemical cues from animal and plant foods by actively foraging insectivorous and omnivorous scincine lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 287, 327-339.
- Cormier, D. et Chouinard, G. (2011). *Production fruitière Intégrée 2011-2012 - Un regard sur les bonnes pratiques*. Institut de recherche et de développement en agroenvironnement.  
([http://www.agrireseau.qc.ca/reseaupommier/documents/affichePFI\\_2011\\_finale.pdf](http://www.agrireseau.qc.ca/reseaupommier/documents/affichePFI_2011_finale.pdf)).
- Cottrell, T. E. et Yeargan, K. V. (1998). Effect of pollen on *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) population density, predation, and cannibalism in sweet corn. *Environmental Entomology*, 27, 1402-1410.
- Cowgill, S. E., Wratten, S. D. et Sotherton, N. W. (1993). The effect of weeds on the numbers of hoverfly (Diptera: Syrphidae) adults and the distribution and composition of their eggs in winter wheat. *Annals of Applied Biology*, 123, 499-515.
- Crawley, M. J. (1975). The numerical response of insect predators to changes in prey density. *Journal of Animal Ecology*, 44, 872-892.
- Daane, K. M., Hagen, K. S. et Mills, N. J. (1998). Predaceous insects for insect and mite management. Dans R. L. Ridgway, M. P. Hoffmann, M. N. Inscoe et C. S. Glenister (ed.), *Mass-Reared Natural Enemies: Application, Regulation and Needs* (p. 62-115). Lanham, Maryland: Entomological Society of America.
- Dayton, P. (1984). Properties structuring some marine communities: are they general? Dans D. Strong, D. Simberloff, L. Abele et A. Thistle (ed.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (p. 181-197). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- De Clercq P., Bonte, M., van Speybroeck, K., Bolckmans, K. et Deforce, K. (2005). Development and reproduction of *Adalia bipunctulata* (Coleoptera: Coccinellidae) on eggs of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Phycitidae) and pollen. *Pest Management Science*, 61, 1129-1132.
- Denno, R. F. et Fagan, W. F. (2003). Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology*, 84, 2522-2531.

- De Puyssseleir, V., De Man, S., Höfte, M. et De Clercq, P. (2013). Plantless rearing of the zoophytophagous bug *Nesidiocoris tenuis*. *Biocontrol*, 58, 205-213.
- Diehl, S. (1993). Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos*, 68, 151-157.
- Diehl, S. et Feissel, M. (2000). Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory. *American Naturalist*, 155, 200-218.
- Dion, R. et Whoriskey, F. (1993). Resource partitioning in a spring spawning freshwater fish assemblage dominated by Catostomids (*Catostomus commersoni*, *C. catostomus*). *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 40, 47-58.
- Dixon, A. F. G. (2000). *Insect Predator-Prey Dynamic: Ladybird Beetles and Biological Control*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, Cambridge.
- Dolling, W. R. (1991). *The Hemiptera*. New York: Oxford University Press.
- Drake, C. J. et Davis, N. T. (1960). The morphology, phylogeny, and higher classification of the family Tingidae, including the description of a new genus and species of the subfamily Vianaidinae (Hemiptera: Heteroptera). *Entomologica Americana*, 39, 1-100.
- Ebenman, B. (1987). Niche differences between age classes and intraspecific competition in age-structured populations. *Journal of Theoretical Biology*, 124, 25-33.
- Edwards, J. S. (1961). The action and composition of the saliva of an assassin bug *Platyeris rhadamantus* Gaerst. (Hemiptera, Reduviidae). *Journal of Experimental Biology*, 38, 61-77.
- Ehler, L. E. (1996). Structure and impact of natural enemy guilds in biological control of insect pests. Dans G. A. Polis et K. O. Winemiller (ed.), *Food webs: Integration of patterns and dynamics* (p. 337-342). New York: Chapman & Hall.
- Elliott, N., Kieckhefer, R. et Kauffman, W. (1996). Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia*, 105, 537-544.

- Elliott, W. M. et Way, M. J. (1968). The action of some systemic aphicides on the eggs of *Anthocoris nemorum* (L.) and *A. confuses* Reut. *Annals of Applied Biology*, 62, 215-26.
- Eubanks, M. D. et Denno, R. F. (1999). The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology*, 80, 1253-1266.
- Eubanks, M. D. (2005). Predaceous Herbivores and Herbivorous Predators: the Biology of Omnivores and the Ecology of Omnivore-Prey Interactions. Dans P. Barbosa et I. Castellanos (ed.), *Ecology of Predator-Prey Interactions* (p. 3-16). New-York: Oxford University Press.
- Eubanks, M. D. et Denno, R. F. (2000a). Health food versus fast food: the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species. *Ecological Entomology*, 25(2), 140-146.
- Eubanks, M. D. et Denno, R. F. (2000b). Host plants mediate omnivore-herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology*, 81(4), 936-947.
- Eubanks, M. D. et Styrsky, J. D. (2005). Effects of Plant Feeding on the Performance of Omnivorous Predators. Dans F. L. Wackers, P. C. J. van Rijn et J. Bruin (ed.), *Plant-Provided Food and Herbivore-Carnivore Interactions* (p. 148-177). New-York: Cambridge University Press.
- Eubanks, M. D., Styrsky, J. D. et Denno, R. F. (2003). The evolution of omnivory in Heteropteran insects. *Ecology*, 84, 2549-2556.
- Eubanks, M.D. et Denno, R. F. (1997). The effects of plant quality and alternative prey on the suppression of aphid populations by an omnivore. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 78, 85.
- Evans, E. W. (1991). Intra versus interspecific interactions of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) attacking aphids. *Oecologia*, 87, 401-408.
- Evans, E. W. (2000). Egg production in response to combined alternative foods by the predator *Coccinella transversalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94, 141-147.
- Evans, E. W. et Swallow, J. G. (1993). Numerical responses of natural enemies to artificial honeydew in Utah alfalfa. *Environmental Entomology*, 22, 1392-1401.

- Fauvel, G. (1999). Diversity of Heteroptera in agroecosystems: role of sustainability and bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 275-303.
- Fauvel, G. et Grivaut, G. (1976). Faut-il attribuer certains dégâts Hétéroptères sur pommes à des *Orius* (Heteroptera : Anthacorides)? *Revue de Zoologie Agricole et de Pathologie Végétale*, 75, 81-92.
- Fedorenko, A. Y. (1975). Instar and species-specific diets in two species of *Chaoborus*. *Limnology and Oceanography*, 20, 238-249.
- Felix, S. et Soares, A. O. (2004). Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of bodyweight. *European Journal of Entomology*, 101, 237-242.
- Fincke, D. L. et Denno, R. F. (2002). Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implication for prey suppression. *Ecology*, 83, 643-652.
- Fisher, P. (2012). *Guide to fruit production 2012-2013*. Ontario Ministry of Agriculture, Food & Rural Affairs Publ. 360. Queen's Printer for Ontario, Toronto, ON, Canada. (<http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/pub360/4calyx.htm#mull>).
- Fleischer, S. J., Gaylor, M. J., Dickens, R. et Turner, D. L. (1989). Roadside management of annual fleabane (*Erigeron annuus*) and wild carrot (*Daucus carota*). *Weed Technology*, 3, 72-75.
- Fox, L. R. (1975). Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 87-106.
- Frechette, B., Rojo, S., Alomar, O. et Lucas, E. (2007). Intraguild Predation between Syrphids and Mirids: Who is the Prey? Who is the Predator? *Biocontrol*, 52, 175-191.
- Fye, K. E. (1980). Weed sources of *Lygus* bugs in the Yakima Valley and Columbia Basin in Washington. *Journal of Economic Entomology*, 73, 469-473.
- Gabarra, R., Castane, C. et Albajes, R. (1995). The mirid bug *Dicyphus tamaninii* as a greenhouse whitefly and western flower thrips predator on cucumber. *Biocontrol Science and Technology*, 5, 475-88.



- Gabarra, R., Castane, C., Bordas, E. et Albajes, R. (1988). *Dicyphus tamaninii* as a beneficial insect and pest in tomato crops in Catalonia, Spain. *Entomophaga*, 33, 219-228.
- Gabarra, R., Alomar, O., Castane, C., Goula, M. et Albajes, R. (2004). Movement of Greenhouse Whitefly and its Predators between in- and outside of Mediterranean Greenhouses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 102, 341-348.
- Gagné, S., Richard, C. et Gagnon, C. (1984). La coulure des graminées : État des connaissances. *Phytoprotection*, 65, 45-52.
- Gagnon, A. E. (2010). Prédation intragilde chez les coccinellidae: impact sur la lutte biologique au puceron du soya. (Unpublished doctoral dissertation). Université Laval, Québec, Canada.
- Geddes, P. et Trexler, J. C. (2003). Uncoupling of omnivore-mediated positive and negative effects on periphyton mats. *Oecologia*, 136, 585-595.
- Ghavami, M. D. (1997). Studies on biology and population dynamic of *Deraeocoris pallens* Reut. (Hemiptera: Miridae) in cotton fields. (Unpublished doctoral dissertation). University of Cukurova, Adana, Turkey.
- Gill, F. B. (1994). *Ornithology*. New York: Freeman.
- Gillespie, D. R. et McGregor R. R. (2000). The functions of plant feeding in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*: water places limits on predation. *Ecological Entomology*, 25, 380-386.
- Gillespie, D. R., McGregor, R. R., Quiring, D. et Foisy, M. (1999). You are what you've eaten – Prey versus plant feeding in *Dicyphus hesperus* (Report No. 154, 1-4). British-Columbia: Agriculture and Agri-Food Canada.
- Gillespie, D.R. et Roitberg, B. D. (2006). Inter-guild influences on intra-guild predation in plant-feeding omnivores. Dans J. Brodeur et G. Boivin (ed.), *Trophic and Guild Interactions in Biological Control* (p. 71-100). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Gilliatt, F. C. (1935). Some predators of the European red mite, *Paratetranychus pilosus* C. & F., in Nova Scotia. *Canadian Journal of Research*, 13, 19-38.

- Gismervik, I. et Andersen, T. (1997). Prey switching by *Acartia clausi*: experimental evidence and implications of intraguild predation assessed by a model. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 247-259.
- Goodchild, A. J. P. (1952). A study of the digestive system of the West African cocoa capsid bugs (Hemiptera, Miridae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 122, 543-572.
- Goodchild, A. J. P. (1966). Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biological Reviews*, 41(1), 97-140.
- Gorczyca, J. (1997). Revision of the *Vannius*-complex and its subfamily placement (Hemiptera: Heteroptera: Miridae). *Genus (Wroclaw)*, 8, 517-553.
- Gordon, H. T. (1961). Nutritional factors in insect resistance to chemicals. *Annual Review of Entomology*, 6, 27-54.
- Gossard, H. A. et Walton, R. C. (1922). Dissemination of fire blight. *Ohio Agricultural Experimental Station Bulletin*, 537.
- Greenstone, M. H. et Morgan, C. E. (1989). Predation on *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae): An instar-specific ELISA assay for stomach analysis. *Annals of the Entomological Society of America*, 82, 45-49.
- Gross, K. L. et Werner, P. A. (1978). The biology of Canadian weeds. 28. *Verbascum thapsus* L. and *V. blattaria* L. *Canadian Journal of Plant Science*, 58, 401-413.
- Gustafson, M. P. (1993). Intraguild predation among larval plethodontid salamanders: a field experiment in artificial stream pools. *Oecologia*, 96, 271-275.
- Hagen, K. S., Mills, N. J., Gordh, G. et McMurtry, J. A. (1999). Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests. Dans T. S. Bellows et T. W. Fisher (ed.), *Handbook of biological control: Principles and applications of biological control* (p. 383-503). San Diego: Academic.
- Hagler, J. R. et Naranjo, S. E. (1994). Determining the frequency of heteropteran predation on sweetpotato whitefly and pink bollworm using multiple ELISAs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 72, 59-66.

- Hagley, E. A. C. et Allen, W. R. (1990). The green apple aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), as prey of polyphagous arthropod predators in Ontario. *Canadian Entomologist*, 122, 1221-1228.
- Hagley, E. A. C. et Hikichi, A. (1973). The arthropod fauna in unsprayed apple orchards in Ontario. I. Major pest species. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario*, 103, 60-64.
- Haley, S. et Hogue, E. J. (1990). Ground cover influence on apple aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), and its predators in a young apple orchard. *Crop Protection*, 9, 225-230.
- Hammer, O. H. (1939). The tarnished plant bug as an apple pest. *Journal of Economic Entomology*, 32, 259-264.
- Han, P., Dong, Y., Lavoie, A.V., Adamowicz, S., Bearez, P., Wajnberg, E. et Desneux, N. (2015). Effect of plant nitrogen and water status on the foraging behavior and fitness of an omnivorous arthropod. *Ecology and Evolution*, 5(23), 5468-5477.
- Harborne, J. B. (1988). *Introduction to ecological biochemistry*, 3<sup>rd</sup> ed. San Diego: Academic.
- Harmon, J. P., Ives, A. R., Losey, J. E., Olson, A. C. et Rauwald, K. S. (2000). *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) predation on pea aphids promoted by proximity to dandelions. *Oecologia*, 125, 543-48.
- Havens, K. E., Bull, L. A., Warren, G. L., Crisman, T. L., Philips, E. J. et Smith, J. P. (1996). Food web structure in a subtropical lake ecosystem. *Oikos*, 75, 20-32.
- Haye, T., van Achterberg, C., Goulet, H., Barratt, B. I. P. et Kuhlmann, U. (2006). Potential for classical biological control of the potato bug *Closterotomus norwegicus* (Hemiptera: Miridae): description, parasitism and host specificity of *Peristenus closterotomae* sp. n. (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research*, 96, 421-431.
- Herrera, J. M. (1965). Investigaciones sobre las chinches del genero *Rhinacloa* (Hemiptera: Miridae) controladores importantes del *Heliothis virescens* en el algodón. *Revista Peruana de Entomologia*, 8, 44-60.

- Hickman, J. M. et Wratten, S. D. (1996). Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hoverfly larvae in cereal fields. *Journal of Economic Entomology*, 89, 832-840.
- Hickman, J. M., Lovei, G. L. et Wratten, S. D. (1995). Phenology and ecology of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in New Zealand. *Environmental Entomology*, 24, 595-600.
- Hickman, J. M., Wratten, S. D., Jepson, P. C. et Frampton, C. M. (2001). Effects of hunger on yellow water trap catches of hoverfly (Diptera: Syrphidae) adults. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 35-40.
- Hindayana, D., Meyhofer, R., Scholz, D. et Poehling, H. M. (2001). Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological Control*, 20, 236-246.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65-70.
- Holopainen, J. K. (1989). Host plant preference of the tarnished plant bug *Lygus rugulipennis* Popp. (Het., Miridae). *Journal of Applied Entomology*, 107, 78-82.
- Holopainen, J. K. et Varis, A.-L. (1991). Host plants of the European tarnished plant bug *Lygus rugulipennis* Poppius (Het., Miridae). *Journal of Applied Entomology*, 111, 484-498.
- Holt, R. D. (1984). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 495-520.
- Holt, R. D. et Lawton, J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 495-520.
- Holt, R. D. et Polis, G. A. (1997). A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist*, 149, 745-764.
- Hori, K. et Hanada, T. (1970). Biology of *Lygus disponsi* Linnavuori (Hemiptera, Miridae) in Obihiro. *Research Bulletin of Obihiro University*, 6(2), 304-317.
- Hori, K. (2000). Possible causes of disease symptoms resulting from the feeding of phytophagous Heteroptera. Dans C. W. Schaefer et A. R. Panizzi (ed.),

- Heteroptera of Economic Importance* (p. 11-35). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press LLC.
- Horn, D. J. (1996). Impact of introduced Coccinellidae on native species in nontarget ecosystems. (Abstract.) *Symposium of the IOBC working group 'Ecology of Aphidophaga'*. Gembloux, Belgique: University of Agriculture.
- Hull, L. A. et Horsburgh, R. L. (1995). Mite predators. Dans H. W. Jr. Hoggins (ed.), *Mid-Atlantic Orchard Monitoring Guide* (p. 69-75). Ithaca, New York: Riley-Robb Hall.
- Hurka, K. et Jarosik, V. (2003). Larval omnivory in *Amara aenea* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 100, 329-335.
- Jansen, A., Willemse, E. et Van der Hammen, T. (2003). Poor host plant quality causes omnivore to consume predator eggs. *Journal of Animal Ecology*, 72, 478-483.
- Janssen, A., Bruin, J., Jacobs, G., Schraag, R. et Sabelis, M.W. (1997). Predators use volatiles to avoid prey patches with conspecifics. *Journal of Animal Ecology*, 66, 223-232.
- Jensen, G. C. et Asplen, M. K. (1998). Omnivory in the diet of juvenile Dungeness crab, *Cancer magister* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 226, 175-182.
- Jervis, M. A., Kidd, N. A. C., Fitton, M. G., Huddleston, T. et Dawah, H. A. (1993). Flower visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History*, 27(1), 67-105.
- Jervis, M. A., Hawkins, B. A. et Kidd, N. A. C. (1996). The usefulness of destructive host feeding parasitoids in classical biological control: Theory and observation conflict. *Ecological Entomology*, 21, 41-46.
- Johannsson, O. E. (1978). Co-existence of larval Zygoptera (Odonata) common to the Norfolk Broads (U.K.). *Oecologia*, 32, 303-321.
- Jonsson, N. (1983). The bug fauna (Hem., Heteroptera) on apple trees in southeastern Norway. *Fauna Norvegica Series B*, 30, 9-13.
- Jonsson, N. (1985). Ecological segregation of sympatric heteropterans on apple trees. *Fauna Norvegica Series B*, 32, 7-11.

- Joyner, K. et Gould, F. (1987). Conspecific tissues and secretions as sources of nutrition. Dans F. J. Slansky et J. G. Rodriguez (ed.), *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates* (p. 837-884). New York: John Wiley and Sons.
- Judd, G. J. R. et McBrien, H. L. (1994). Modeling temperature-dependent development and hatch of overwintered eggs of *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology*, 23, 1224-1234.
- Judd, G. J. R., McBrien, H. L. et Borden, J. H. (1995). Modification of responses by *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae) to pheromone blends in atmospheres permeated with synthetic sex pheromone or individual components. *Journal of Chemical Ecology*, 21, 1991-2002.
- Jung, S. et Lee, S. (2012). Molecular phylogeny of the plant bugs (Heteroptera: Miridae) and the evolution of feeding habits. *Cladistics*, 28, 50-79.
- Kabasakal, H. (2001). Description of the feeding morphology and the food habits of four sympatric labrids (Perciformes, Labridae) from south-eastern Aegean Sea, Turkey. *Netherlands Journal of Zoology*, 51, 439-455.
- Kahn, M. R. et Ford, J. B. (1967). The distribution and localization of digestive enzymes in the alimentary canal and salivary glands of the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus*. *Journal of Insect Physiology*, 13, 1619-1627.
- Kain, D. P. et Agnello, A. M. (2013). Relationship between plant phenology and *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae) damage to apple fruit. *Environmental Entomology*, 42, 307-313.
- Kaspar, B. (1982). Étude de la Biologie et du Comportement d'un Hétéroptère Miride, *Macrolophus caliginosus* (Wagner) en vue de son Utilisation pour la Lutte Biologique. (Unpublished doctoral dissertation). Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Keast, A. (1997). Mechanisms expanding niche width and minimizing intraspecific competition in two centrarchid fish. *Evolutionary Biology*, 10, 333-395.
- Kelton, L. A. (1980). The insects and arachnids of Canada, Part 8. The plant bugs of the Prairie Provinces. Heteroptera: Miridae. *Agriculture Canada Publication*, 1703, 1-408.



- Kelton, L. A. (1982). *Plant bugs on fruit crops in Canada - Heteroptera: Miridae*. Monograph No. 24, Research Branch Agriculture Canada, Ottawa.
- Kennett, C. E., Flaherty, D. L. et Hoffmann, R. W. (1979). Effect of wind-borne pollens in the population dynamics of *Amblyseius hibisci* (Acari: Phytoseiidae). *Entomophaga*, 24, 83-98.
- Kerzhner, I. M. (1981). Fauna of the USSR. Bugs. Vol. 23(2). Heteroptera of the family Nabidae. *Fauna SSSR (n.s.)*, 124, 1-326.
- Kerzhner, I. M. et Josifov, M. (1999). Cimicomorpha II: Miridae. Dans B. Aukema et C. Rieger (ed.), *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region*. Vol. 3. Amsterdam: Netherlands Entomological Society.
- Kiman, Z. B. et Yeargan, K. V. (1985). Development and reproduction of the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) reared on diets of selected plant material and arthropod prey. *Annals of the Entomological Society of America*, 78, 464-467.
- Kirchner, T. B. (1977). The effects of resource enrichment on the diversity of plants and arthropods in a shortgrass prairie. *Ecology*, 58, 1334-1344.
- Kiritshenko, A. N. (1951). True bugs of the European USSR. Key and bibliography. *Opredeliteli po Faune USSR*, 42, 1-423.
- Klasing, K. C. (1999). Avian gastrointestinal anatomy and physiology. *Seminar in Avian and Exotic Pet Medicine*, 8, 42-50.
- Kleppel, G. S. (1993). On the diet of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 99, 183-195.
- Knight, H. H. (1918). An investigation of the scarring of fruit caused by apple redbugs. *New-York, Ithaca, Cornell University Agricultural Experiment Station Bulletin*, 396, 187-208.
- Knight, H. H. (1941). The plant bugs, or Miridae, of Illinois. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 22, 1-234.
- Knight, H. H. (1968). Taxonomic review: Miridae of the Nevada Test Site and the western United States. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 9, 1-282.

- Kooi, B. W., Kuijper, L. D. J., Boer, M. P. et Kooijman, S. A. L. M. (2002). Numerical bifurcation analysis of a tri-trophic food web with omnivory. *Mathematical Biosciences*, 177, 201-228.
- Kukalova-Peck, J. (1991). Fossil history and the evolution of hexapod structures. Dans CSIRO. *The insects of Australia: A textbook for students and research workers*, 2<sup>nd</sup> ed (p. 141-179). Melbourne: Melbourne University Press.
- Kullenberg, B. (1944). Studien über die Biologie der Capsiden. *Zoologiska bidrag fran Uppsala*, 23, 1-522.
- Kumar, R. et Rao, T. R. (1999a). Demographic responses of adult *Mesocyclops thermocyclopoides* (Copepoda, Cyclopida) to different plant and animal diets. *Freshwater Biology*, 42(3), 487-501.
- Kumar, R. et Rao, T. R. (1999b). Effect of algal food on animal prey consumption rates in the omnivorous copepod, *Mesocyclops thermocyclopoides*. *International Review of Hydrobiology*, 84(5), 419-426.
- Labandeira, C. C. et Sepkoski, J. J. (1993). Insect diversity in the fossil record. *Science*, 61, 310-315.
- Lalonde, R. G., McGregor, R. R. et Gillespie, D. R. (1999). Plant-feeding by arthropod predators contributes to the stability of predator-prey population dynamics. *Oikos*, 87, 603-608.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. et Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.
- Laurenson, M. K. (1994). High juvenile mortality in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and its consequences for mutual care. *Journal of Zoology*, 234, 387-398.
- Lazzaro, X., Bouvy, M., Ribeiro, R. A., Oliveira, V. S., Sales, L. T., Vasconcelos, A. R. M. et Mata, M. R. (2003). Do fish regulate phytoplankton in shallow eutrophic Northeast Brazilian reservoirs? *Freshwater Biology*, 48, 649-668.
- Leonard, M. D. (1915). The immature stages of *Plagiognathus politus* Uhler and *Campylomma verbasci* Herrick-Schaeffer (Capsidae, Hemiptera). *Journal of the New York Entomological Society*, 23, 193-197.

- Leston, D. (1961). Testis follicle number and the higher systematics of Miridae (Hemiptera-Heteroptera). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 137, 89-106.
- Li, M., Tian, Y., Zhao, Y. et Bu, W. (2012). Higher Level Phylogeny and the First Divergence Time Estimation of Heteroptera (Insecta: Hemiptera) Based on Multiple Genes. *PLoS One*, 7(2), e32152. doi: 10.1371/journal.pone.0032152
- Libutan, G. M. et Bernardo, E. N. (1995). The host preference of the capsid bug, *Cyrtopeltis tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae). *Philippine Entomologist*, 9, 567-586.
- Lockwood, J. A. (1989). Ontogeny of cannibalism in rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 62, 534-541.
- Lord, F. T. (1965). Sampling predator populations on apple trees in Nova Scotia. *Canadian Entomologist*, 97, 287-297.
- Lord, F. T. (1971). Laboratory tests to compare the predatory value of six mirid species in each stage of development against the winter eggs of the European red mite, *Panonychus ulmi* (Acari: Tetranychidae). *Canadian Entomologist*, 103, 1663-1669.
- Losey, J. E. et Denno, R. F. (1998). Positive predator-predator interactions: Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology*, 79, 2143-2152.
- Lucas, E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, 351-364.
- Lucas, E. (2012). Intraguild interactions. Dans I. Hodek, H. F. van Emden et A. Honek (ed.), *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)* (p. 343-374). Chichester, United Kingdom: Blackweel Publishing.
- Lucas, E. et Alomar, O. (2001). *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an Intraguild Prey for the Zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae). *Biological Control*, 20, 147-152.
- Lucas, E. et Alomar, O. (2002). Impact of *Macrolophus caliginosus* presence on damage production by *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae) on tomato fruits. *Journal of Economic Entomology*, 95, 1123-1129.

- Lucas, E. et Brodeur, J. (2001). A fox in a sheep-clothing: dilution effect for a furtive predator living inside prey aggregation. *Ecology*, 82, 3246-3250.
- Lucas, E. et Rosenheim, J. A. (2011). Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biological control*, 59, 61-67.
- Lucas, E., Coderre, D. et Brodeur, J. (1998). Intraguild predation among three aphid predators: Characterization and influence of extra-guild prey density. *Ecology*, 79(3), 1084-1092.
- Lucas, E., Frechette, B. et Alomar, O. (2009). Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. *Biocontrol Science and Technology*, 19, 555-572.
- Lucas, E., Vincent, C., Labrie, G., Chouinard, G., Fournier, F., Pelletier, F., Bostanian, N. J., Coderre, D., Mignault, M.-P. et Lafontaine, P. (2007). The multicolored Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Quebec agroecosystems ten years after its arrival. *European Journal of Entomology*, 104, 737-743.
- Luckmann, W. H. et Metcalf, R. L. (1975). The pest-management concept. Dans R. L. Metcalf et W. Luckmann (ed.), *Introduction to insect pest management* (p. 3-35). New York: Wiley.
- Lundgren, J. G. (2009). *Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods*. Netherlands: Springer.
- MacLellan, C. R. (1979). Pest damage and insect fauna of Nova Scotia apple orchards: 1953-1977. *Canadian Entomologist*, 111, 985-1004.
- MacPhee, A. W. (1976). Predictions of destructive levels of the apple-stinging bugs *Atractotmus mali* and *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae). *Canadian Entomologist*, 108, 423-426.
- Madsen, H. F. et Carty, B. E. (1977). Pest management: four years experience in a commercial apple orchard. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 74, 3-6.
- Madsen, H. F. et Procter, P. J. (1982). *Insects and mites of tree fruits in British Columbia*. Publication No. 82-86, Ministry of Agriculture and Food. Victoria.

- Magalhaes, S. et Bakker, F. M. (2002). Plant feeding by a predatory mite inhabiting cassava. *Experimental and Applied Acarology*, 27, 27-37.
- Malaus, J. C. et Trottin-Caudal, Y. (1996). Advances in the strategy of use of the predaceous bug *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) in glasshouse crops. Dans O. Alomar et R. N. Wiedenamnn (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 178-189). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- McArdle, B. H. et Lawton J. H. (1979). Effects of prey-size and predator-instar on the predation of *Daphnia* by *Notonecta*. *Ecological Entomology*, 4, 267-275.
- McBrien, H. L., Judd, G. J. R. et Borden, J. H. (1994). *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae): Pheromone-based seasonal flight patterns and prediction of nymphal densities in apple orchards. *Journal of Economic Entomology*, 87, 1224-1229.
- McBrien, H. L., Judd, G. J. R. et Borden, J. H. (1996). Potential for pheromone-based mating disruption of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae). *Canadian Entomologist*, 128, 1057-1064.
- McBrien, H. L., Judd, G. J. R. et Borden, J. H. (1997). Population suppression of *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae) by atmospheric permeation with synthetic sex pheromone. *Journal of Economic Entomology*, 90, 801-808.
- McCann, K. et Hastings, A. (1997). Reevaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society Serie B*, 264, 1249-1254.
- McGregor, R. R., Gillespie, D. R., Quiring, D. M. J. et Mitch, R. J. F. (1999). Potential use of *Dicyphus hesperus* Knight (Heteroptera: Miridae) for biological control of pests of greenhouse tomatoes. *Biological Control*, 16, 104-110.
- McGregor, R. R., Gillespie, D. R., Park, C. G., Quiring, D. M. J. et Foisy, M. R. (2000). Leaves or fruit? The potential for damage to tomato fruits by the omnivorous predator, *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95, 325-328.

- McMullen, R. D. et Jong, C. (1967). New records and discussion of predators of the pear psylla, *Psylla pyricola* Forster, in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 64, 35-40.
- McMullen, R. D. et Jong, C. (1970). The biology and influence of pesticides on *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *Canadian Entomologist*, 102, 1390-1394.
- McMurtry, J. A. et Croft, B. A. (1997). Lifestyles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology*, 42, 291-321.
- McMurtry, J. A. et Scriven, G. T. (1966a). The influence of pollen and prey density on the numbers of prey consumed by *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59, 149-157.
- McMurtry, J. A. et Scriven, G. T. (1966b). Studies on predator-prey interactions between *Amblyseius hibisci* and *Oligonychus punicae* (Acarina: Phytoseiidae, Tetranychidae) under greenhouse conditions. *Annals of the Entomological Society of America*, 59, 793-800.
- Michaud, J. P. (2002). Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology*, 31, 827-835.
- Michaud, J. P. et Grant, A. K. (2005). Suitability of pollen sources for the development and reproduction of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under simulated drought conditions. *Biological Control*, 32, 363-370.
- Miles, P. W. (1972). The saliva of Hemiptera. *Advances in Insect Physiology*, 9, 183-256.
- Miller, N. C. E. (1971). *The biology of the Heteroptera*, 2<sup>nd</sup> (rev.) ed. Classey, Hampton, UK.
- Milne, M. et Walter, G. H. (1997). The significance of prey in the diet of the phytophagous thrips, *Frankliniella schultzei*. *Ecological Entomology*, 22, 74-81.
- Mittelbach, G. G., Osenberg, C. et Leibold, M. A. (1988). Trophic relations and ontogenetic niche shifts in aquatic ecosystems. Dans B. Ebenman et L.



- Persson (ed.), *Size-structured Populations: Ecology and Evolution* (p. 217-235). Heidelberg: Springer-Verlag.
- Mitter, C., Farrell, B. et Wiegmann, B. (1988). The phylogenetic study of adaptative zones: Has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist*, 132, 107-128.
- Momen, F. M. et El-Saway, S. A. (1993). Biology and feeding behaviour of the predatory mite, *Amblyseius swirskii* (Acari, Phytoseiidae). *Acarologia*, 34, 199-204.
- Montserrat, M., Albajes, R. et Castane, C. (2004). Behavioral responses of three plant-inhabiting predators to different prey densities. *Biological Control*, 30, 256-264.
- Moyle, P. B. et Cech, J. J. Jr. (1988). *Fishes : An Introduction to Ichthyology*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Muotka, T. (1990). Coexistence in a guild of filter-feeding caddis larvae: do different instars act as different species? *Oecologia*, 85, 281-292.
- Myers, J. G. (1927). Ethological observations on some Pyrrhocoridae of Cuba (Hemiptera-Heteroptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 20, 279-300.
- Myers, J. G. et China, W. E. (1929). The systematic position of the Peloridiidae as elucidated by a further study of the external anatomy of *Hemiodoecus leai*, China (Hemiptera, Peloridiidae). *Journal of Natural History*, 3(10), 282-294.
- Mylius, S. D. , Klumpers, K., de Roos, A. M. et Persson, L. (2001). Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient. *American Naturalist*, 158, 259-276.
- Naranjo, S. E. et Gibson, R. L. (1996). Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and population dynamics. Dans O. Alomar et R. N. Wiedenamnn (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 57-93). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Niemczyk, E. (1978). *Campylomma verbasci* Meyer (Heteroptera: Miridae) as a predator of aphids and mites in apple orchards. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 48, 221-235.

- Niemczyk, E. et Pruska, M. (1986). The occurrence of predators in different types of colonies of apple aphids. Dans I. Hodek (ed.), *Ecology of aphidophaga. Proceedings 2<sup>nd</sup> symposium* (p. 303-310). Dordrecht: Zvikovske Podhradi.
- Noia, M., Borges, I. et Soares, A. O. (2008). Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control*, 46, 140-146.
- Nuorteva, P. (1958). On the occurrence of proteases and amylases in the salivary glands of *Cinara piceae* (Panz.) (Hom.: Aphididae). *Annales Entomologici Fennici*, 24, 89.
- Obrycki, J. J., Giles, K. L. et Ormord, A. M. (1998). Experimental assessment of interactions between larval *Coleomegilla maculata* and *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in field cages. *Environmental Entomology*, 27, 1280-1288.
- Overmeer, W. P. J. (1985). Alternative prey and other food resources. Dans W. Helle et M. W. Sabelis (ed.), *Spider Mites: their biology, natural enemies and control*. Volume 1B (p. 131-139). Amsterdam: Elsevier.
- Parent, B. (1967). Population studies of phytophagous mites and predators on apple in southwestern Quebec. *Canadian Entomologist*, 99, 771-778.
- Parrott, P. J. (1913). New destructive insects in New York. *Journal of Economic Entomology*, 6, 61-65.
- Patt, J. M., Wainright, S. C., Hamilton, G. C., Whittinghill, D., Bosley, K., Dietrick, J. et Lashomb, J. H. (2003). Assimilation of carbon and nitrogen from pollen and nectar by a predaceous larva and its effects on growth and development. *Ecological Entomology*, 28, 717-728.
- Perdikis, D. et Lykouressis, D. (2000). Effects of various items, host plants and temperatures on the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae). *Biological Control*, 17, 55-60.
- Perdikis, D., Lucas, E., Garantonakis, N., Giatropoulos, A., Kitsis, P., Maselou, D., Panagakis, S., Lampropoulos, P., Paraskevopoulos, A., Lykouressis, D. et Fantinou, A. (2014). Intraguild predation and sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *Biological Control*, 70, 35-41.

- Peterson, A. G. et Veal, E. V. (1969). Silvertop, the elusive mystery. *Minnesota Science*, 25(2), 12-14.
- Peterson, A. G. et Veal, E. V. (1971). Silvertop of bluegrass in Minnesota. *Journal of Economic Entomology*, 64, 247-252.
- Pickett, A. D. (1938). The mullein leaf bug, *Campylomma verbasci*, as a pest of apple in Nova Scotia. *Annual Report of the Entomological Society of Ontario*, 69, 105-106.
- Pickett, A. D., Patterson, N. A., Cameron, J. M. et Neary, M. E. (1941). Field experiments for the control of the mullein leaf bug *Campylomma verbasci* Meyer, in Nova Scotia apple orchards. *Annual Report of the Entomological Society of Ontario*, 71, 23-25.
- Pimm, S. L. et Lawton, J. H. (1977). The number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268, 329-331.
- Pimm, S. L. et Lawton, J. H. (1978). On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275, 542-544.
- Pimm, S. L. et Rice, J. C. (1987). The dynamics of multispecies, multi-life-stage models of aquatic food webs. *Theoretical Population Biology*, 32, 303-325.
- Polis, G. A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 225-251.
- Polis, G. A. (1984). Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning. Can age groups function as ecological species? *The American Naturalist*, 123, 541-564.
- Polis, G. A. (1991). Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *American Naturalist*, 138, 123-155.
- Polis, G. A. (1994). Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology*, 19, 121-136.
- Polis, G. A. et Holt, R. D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 151-154.
- Polis, G. A. et Strong, D. R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147, 813-846.

- Polis, G. A., Myers, C. A. et Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297-330.
- Popov, Yu. A. (1981). Historical development and some questions on the general classification of Hemiptera. *Rostrum (Tokyo)*, 33, 85-99.
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I. et Benard, M. F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86, 501-509.
- Pringle, C. M. et Hamazaki, T. (1998). The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology*, 79, 269-280.
- Prokopy, R. J. et Hubbell, G. L. (1981). Susceptibility of apple to injury by tarnished plant bug adults. *Environmental Entomology*, 10, 977-979.
- Provost, C., Coderre, D., Lucas, E., Chouinard, G. et Bostanian, N. (2005). Impact of Intraguild predation and lambda-cyhalothrin on predation efficiency of three acarophagous predators. *Pest Management Science*, 61, 532-538.
- Provost, C., Lucas, E., Coderre, D. et Chouinard, G. (2006). Prey selection by the lady beetle *Harmonia axyridis*: The influence of prey mobility and prey species. *Journal of Insect Behavior*, 19, 265-277.
- Pumarino, L., Alomar, O. et Agusti, N. (2011). Development of specific ITS markers for plant DNA identification within herbivorous insects. *Bulletin of Entomological Research*, 101, 271-276.
- Putschkov, V. G. (1966). *The main bugs – plant bugs – as pests of agricultural crops*. Kiev: Naukova Dumka.
- Ramsay, M. J. (1973). Beneficial insect or plant pest? The regulatory dilemma. Dans P. H. Dunn (ed.), *Proceedings, Second International Symposium of Biological Control Weeds* (p. 40-46). Farnham Royal, UK: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Rastogi, S. C. (1962). On the salivary enzymes of some phytophagous and predaceous heteropterans. *Science and Culture*, 28, 479-480.

- Read, C. D. et Lampman, R. L. (1989). Olfactory responses of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to volatiles of corn silks. *Journal of Chemical Ecology*, 15, 1109-1115.
- Reding, M. E. et Beers, E. H. (1996). Influence of prey availability on survival of *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae) and factors influencing efficacy of chemical control on apples. Dans O. Alomar et R. N. Wiedenamnn (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 141-154). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Reding, M. E., Beers, E. H., Brunner, J. F. et Dunley, J. E. (2001). Influence of timing and prey availability on fruit damage to apple by *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Economic Entomology*, 94, 33-38.
- Ridgway, R. L. et Jones, S. L. (1968). Plant feeding by *Geocoris pallens* and *Nabis americanoferus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 61, 232-233.
- Ridgway, R. L., Lingren, P. D., Cowan, C. B. et Davis, J. W. (1967). Populations of arthropod predators and *Heliothis* spp. after applications of systemic insecticides to cotton. *Journal of Economic Entomology*, 60, 1012-1016.
- Riudavets, J. et Castane, C. (1998). Identification and evaluation of native predators of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in the Mediterranean. *Environmental Entomology*, 27, 86-93.
- Romano, P., Feletti, M., Mariottini, G. L. et Carli, A. (1999). Ecological and nutritional implications of the mandibular structure in the Antarctic calanoid copepod *Metridia gerlachei* Giesbrecht 1902: an ultrastructural study. *Polar Biology*, 22, 7-12.
- Rosenheim, J. A. et Corbett, A. (2003). Omnivory and the indeterminacy of predator function: can a knowledge of foraging behavior help? *Ecology*, 84, 2538-2548.
- Rosenheim, J. A. et Harmon, J. P. (2006). The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. Dans J. Brodeur et G. Boivin (ed.), *Progress in Biological Control: Trophic and Guild Interactions in Biological Control* (p. 1-20). Netherland: Springer.

- Rosenheim, J. A., Kaya, H. K., Ehler, L. E., Marois, J. J. et Jaffee, B. A. (1995). Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control*, 5, 303-335.
- Rosenheim, J. A., Wilhoit, L. R. et Armer, C. A. (1993). Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia*, 96, 439-49.
- Ross, W. A. et Caesar, L. (1920). Insects of the season in Ontario. *Annual Report of the Entomological Society of Ontario*, 51, 35-43.
- Rowe, R. J. (1992). Ontogeny of agonistic behaviour in the territorial damselfly larvae, *Xanthocnemis zealandica* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Journal of Zoology*, 226, 81-93.
- Salamero, A., Gabarra, R. et Albajes, R. (1987). Observations on the predatory and phytophagous habits of *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera Miridae). *IOBC/WPRS Bulletin*, X/2, 165-169.
- Sanchez, J. A. (2008). Factors influencing zoophytophagy in the plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae). *Agricultural and Forest Entomology*, 10, 75-80.
- Sanchez, J. A., Gillespie, D. R. et McGregor, R. R. (2004). Plant preference in relation to life history traits in the zoophytophagous predators *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 112, 7-19.
- Sanchez, J. A. et Lacasa, A. (2008). Impact of the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on tomato yield. *Journal of Economic Entomology*, 101, 1864-1870.
- SAS Institute Inc. (2013). JMP®, Version 11. Cary, NC, USA.
- Schaefer, C. W. (1981). The land bugs (Hemiptera: Heteroptera) and their adaptive zones. *Rostrum (Tokyo)*, 33, 67-83.
- Schaefer, C. W. (1996). Introduction. Dans C. W. Schaefer (ed.), *Studies on hemipteran phylogeny* (p. 1-8). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Schaefer, C. W. (1997). The origin of secondary carnivory from herbivory in Heteroptera (Hemiptera). Dans A. Raman (ed.), *Ecology and Evolution of*



*Plant-Feeding Insects in Natural and Man-Made Environments* (p. 229-239). New Delhi: International Scientific Publications.

- Schaefer, C. W. et Panizzi, A. R. (2000). Economic Importance of Heteroptera: A General View. Dans C. W. Schaefer et A. R. Panizzi (ed.), *Heteroptera of Economic Importance* (p. 657-693). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press LLC.
- Schaub, L., Stahel, W. A., Baumgärtner, J. et Delucchi, V. (1988). Elements for assessing mirid (Heteroptera: Miridae) damage threshold on apple fruits. *Crop Protection*, 7, 118-124.
- Schellhorn, N. A. et Andow, D. A. (1999). Mortality of coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae) larva and pupae when prey become scarce. *Environmental Entomology*, 28, 1092-1100.
- Schmidt, J. M., Taylor, J. R. et Rosenheim, J. A. (1998). Cannibalism and intraguild predation in the predatory Heteroptera. Dans M. Coll et J. R. Ruberson (ed.), *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control* (p. 131-170). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Schoener, T. W., Spiller, D. A. et Losos, J. B. (2002). Predation on a common *Anolis* lizard: can the food-web effects of a devastating predator be reversed? *Ecological Monographs*, 72, 383-407.
- Schuh, R. T. (1974). The Orthotylinae and Phylinae (Hemiptera: Miridae) of South Africa with a phylogenetic analysis of the ant-mimetic tribes of the two subfamilies for the world. *Entomologica Americana*, 47, 1-332.
- Schuh, R. T. (1976). Pretarsal structure in the Miridae (Hemiptera) with a cladistics analysis of relationships within the family. *American Museum Novitates*, 2601, 1-39.
- Schuh, R. T. (1986). The influence of cladistics on heteropteran classification. *Annual Review of Entomology*, 31, 67-93.
- Schuh, R. T. (1995). *Plant bugs of the world (Insecta: Heteroptera: Miridae): Systematic catalog, distributions, host list, and bibliography*. New York: New York Entomological Society.
- Schuh, R. T. (1996). (Review of) Studies on Hemipteran Phylogeny edited by C. W. Schaefer. *Journal of the New York Entomological Society*, 104, 231-235.

- Schuh, R. T. et Slater, J. A. (1995). *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera)*. New York: Cornell University.
- Schuh, R. T. et Stonedahl, G. M. (1986). Historical biogeography in the Indo-Pacific: A cladistics approach. *Cladistics*, 2, 337-355.
- Schuh, R. T. et Stys, P. (1991). Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera). *Journal of the New York Entomological Society*, 99, 298-350.
- Schuh, R. T., Weirauch, C. et Wheeler, W. C. (2009). Phylogenetic relationships within the Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera): a total-evidence analysis. *Systematic Entomology*, 34, 15-48.
- Scott, D. R. (1977). An annotated listing of host plants of *Lygus hesperus* Knight. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 23(1), 19-22.
- Sengonca, C. et Frings, B. (1985). Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. *Entomophaga*, 30, 245-251.
- Sengonca, C., Saleh, A. et Blasse, R. P. (2003). Investigations on the potential damage caused to cucumber fruit by the polyphagous predatory bug *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae) under different nutritional conditions. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 110, 59-65.
- Shipp, J. L. et Wang, K. (2006). Evaluation of *Dicyphus hesperus* (Heteroptera: Miridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse tomato. *Journal of Economic Entomology*, 99, 414-420.
- Singer, M. S. et Bernays, E. A. (2003). Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology*, 84, 2532-2537.
- Sinia, A., Roitberg, B., McGregor, R. R. et Gillespie, D. R. (2004). Prey Feeding Increases Water Stress in the Omnivorous Predator *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110, 243-248.
- Slater, J. A. et Carayon, J. (1963). Ethiopian Lygaeidae IV: a new predatory lygaeid with a discussion of its biology and morphology (Hemiptera: Heteroptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A*, 38, 1-11.

- Smith, R. H. (1923). The clover aphid: biology, economic relationships and control. *Idaho Agricultural Experiment Station Research Bulletin*, 3, 1-75.
- Smith, B. C. (1965). Effect of food on some aphidophagous Coccinellidae. Dans I. Hodek (ed.), *Ecology of aphidophagous insects* (p. 75-81). Prague: Academia.
- Smith, R. F. (1989). Exploitation of seasonal development and semiochemicals for the refinement of pest management programs involving the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) and pear psylla, *Psylla pyricolla* Foerster. (Unpublished doctoral dissertation). Simon Fraser University, BC, Canada.
- Smith, R. F. (1991). The mullein bug, *Campylomma verbasci*. Dans K. Williams (ed.), *New directions in tree fruit pest management* (p. 199-214). Yakima, WA, USA: Good Fruit Grower.
- Smith, R. F. et Borden, J. H. (1990). Relationship between catches of *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae) in traps baited with females in the fall and density of nymphs in the spring. *Journal of Economic Entomology*, 83, 1506-1509.
- Smith, R. F. et Borden, J. H. (1991). Fecundity and development of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae). *Canadian Entomologist*, 123, 595-600.
- Smith, R. F., Pierce, H. D., Borden, J. H., Chong, L. J. et Hayes, N. (1992). Method and composition for attracting mullein bugs. *United States Patent*, 5, 143, 725.
- Smith, R. F., Pierce, H. D. Jr. et Borden, J. H. (1991). Sex pheromones of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae). *Journal of Chemical Ecology*, 17, 1437-1447.
- Snyder, W. E., Clevenger, G. M. et Eigendrode, S. D. (2004). Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird species. *Oecologia*, 140(4), 559-565.
- Sokal, R. R. et Rohlf, F. J. (1981). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: Freeman and Company.
- Solymar, B. (1999). Integrated pest management for Ontario apple orchards. A handbook for growers, pest management scouts, extensionists and consultants. *Ontario Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs Publications*, 310, 1-230.

- Southwood, T. R. E. (1960). The flight activity of Heteroptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 112, 173-220.
- Southwood, T. R. E. et Leston, D. (1959). *Land and water bugs of the British Isles*. Warne, London.
- Sprules, W. G. et Bowerman, J. E. (1988). Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology*, 69, 418-426.
- Statistique Canada. (2012). Tableau 2. Estimation de la superficie, la production commercial et la valeur à la ferme des fruits au Canada, par province, 2011. (<http://www.statcan.gc.ca/pub/22-003-x/2011002/t030-fra.pdf>).
- Sterling, W. L., Wilson, L. T., Gutierrez, A. P., Rummel, D. R., Phillips, J. R., Stone, N. D. et Benedict, J. H. (1989). Strategies and tactics for managing insects and mites. Dans R. E. Frisbie, K. M. El-Zik et L. T. Wilson (ed.), *Integrated pest management systems and cotton production* (p. 267-325). New York: Wiley.
- Stewart, V. B. (1913). The importance of the tarnished plant bug in the dissemination of the fire blight in nursery stock. *Phytopathology*, 3, 273-276.
- Stewart, V. B. et Leonard, M. D. (1915). The role of sucking insects in the dissemination of fire blight bacteria. *Phytopathology*, 5, 117-123.
- Stigter, H. (1996). *Campylomma verbasceae*, a new pest on apple in The Netherlands (Heteroptera: Miridae). *IOBC/WPRS Bulletin*, 19, 140-144.
- Stoddart, D. M. (1979). *Ecology of Small Mammals*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic.
- Stonedahl, G. M. et Dolling, W. R. (1991). Heteroptera identification: A reference guide, with special emphasis on economic groups. *Journal of Natural History*, 25, 1027-1066.
- Strawinski, K. (1964). Zoophagism of Terrestrial Hemiptera-Heteroptera Occuring in Poland. *Ekologia Polska Seria A*, 12, 429-452.
- Strong, D. R. Jr., Lawton, J. H. et Southwood, T. R. E. (1984). *Insects on plants: Community patterns and mechanisms*. Cambridge: Harvard University Press.

- Sutherland, J. P., Sullivan, M. S. et Poppy, G. M. (1999). The influence of floral character on the foraging behavior of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93, 157-164.
- Sweet, M. H. (1979). On the original feeding habits of the Hemiptera (Insecta). *Annals of the Entomological Society of America*, 72, 575-579.
- Tamaki, G. et Weeks, R. E. (1972). Biology and ecology of two predators, *Geocoris pallens* Stal and *G. bullatus* (Say). *US Department of Agriculture Technical Bulletin* 1446.
- Thistlewood, H. M. A. (1986). The bionomics and monitoring of *Campylomma verbasci* (Meyer) on apple in the Okanagan Valley, British Columbia. (Unpublished doctoral dissertation). Simon Fraser University, BC, Canada.
- Thistlewood, H. M. A. et McMullen, R. D. (1989). Distribution of *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae) nymphs on apple and an assessment of two methods of sampling. *Journal of Economic Entomology*, 82, 510-515.
- Thistlewood, H. M. A. et Smith, R. F. (1996). Management of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae), in pome fruit orchards of Canada. Dans O. Alomar et R. N. Wiedenamnn (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 119-140). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Thistlewood, H. M. A., Borden, J. H. et McMullen, R. D. (1990). Seasonal abundance of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae), on apple and mullein in the Okanagan valley. *Canadian Entomologist*, 122, 1045-1058.
- Thistlewood, H. M. A., Borden, J. H., Smith, R. F., Pierce, H. D. Jr. et McMullen, R. D. (1989a). Evidence for a sex pheromone in the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *Canadian Entomologist*, 121(9), 737-744.
- Thistlewood, H. M. A., McMullen, R. D. et Borden, J. H. (1989b). Damage and economic injury levels of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae), on apple in the Okanagan Valley. *Canadian Entomologist*, 121(1), 1-9.

- Thompson, D. J. (1975). Towards a predatory-prey model incorporating age structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*. *Journal of Animal Ecology*, 44, 907-916.
- Thompson, S. N. et Hagen, K. S. (1999). Nutrition of entomophagous insects and other arthropods. Dans T. S. Bellows et T. W. Fisher (ed.), *Handbook of Biological Control* (p. 594-652). New York: Academic.
- Turnock, W. J., Wise, I. L. et Matheson, F. O. (2003). Abundance of some native coccinellines (Coleoptera: Coccinellidae) before and after the appearance of *Coccinella septempunctata*. *Canadian Entomologist*, 135, 391-404.
- Uiterdijk, M., Vaal, F. et Bloomers, L. (1997). Mass rearing mullein bug *Campylomma verbasci* (Hemiptera: Miridae). *Entomologische Berichten*, 57, 17-22.
- Vadas, R. L. (1989). The importance of omnivory and predator regulation of prey in freshwater fish assemblages of North America. *Environmental Biology of Fishes*, 27, 285-302.
- Valicente, F. H. et O'Neil, R. J. (1995). Effects of host plants and feeding regimes on selected life history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control*, 5, 449-461.
- Van Lenteren, J. C. et Loomans, A. J. M. (1999). Biological control of thrips: How far are we? *Bulletin IOBC*, 22, 141-144.
- Varis, A. L., Laurema, S. et Miettinen, H. (1983). Variation of enzyme activities in the salivary glands of *Lygus rulipennis* (Hemiptera, Miridae). *Annales Entomologici Fennici*, 49, 1-10.
- Wäckers, F. L. et Van Rijn, P. C. J. (2005). Food for protection: an introduction. Dans F. L. Wackers, P. C. J. van Rijn et J. Bruin (ed.), *Plant-Provided Food and Herbivore-Carnivore Interactions* (p. 1-14). New-York: Cambridge University Press.
- Waldbauer, G. P. et Friedman, S. (1991). Self-selection of optimal diets by insects. *Annual Review of Entomology*, 36, 43-63.
- Walde, S. J. (1994). Immigration and the dynamics of a predator-prey interaction in biological control. *Journal of Animal Ecology*, 63, 337-346.



- Wei, Q. et Walde, S. J. (1997). The functional response of *Typhlodromus pyri* to its prey, *Panonychus ulmi*: the effect of pollen. *Experimental and Applied Acarology*, 21, 677-684.
- Weiser, L. A. et Stamp, N. E. (1998). Combined effects of allelochemicals, prey availability, and supplemental plant material on growth of a generalist insect predator. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87, 181-189.
- Weisser, W. W. (2003). Additive effects of pea aphid natural enemies despite intraguild predation. Dans A. O. Soares, M. A. Ventura, V. Garcia et J.-L. Hemptinne (ed.), *Proceedings, 8th International Symposium Ecology of Aphidophaga*. Arquip é lago, Life Marine Science, 5, 11-15.
- Wheeler, A. G. (2000a). Plant Bugs (Miridae) as Plant Pests. Dans C. W. Schaefer et A. R. Panizzi (ed.), *Heteroptera of Economic Importance* (p. 37-83). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press LLC.
- Wheeler, A. G. (2000b). Predacious Plant Bugs (Miridae). Dans C. W. Schaefer et A. R. Panizzi (ed.), *Heteroptera of Economic Importance* (p. 657-693). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press LLC.
- Wheeler, A. G. (2001). *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae). Pests, Predators, Opportunists*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Wheeler, A. G. Jr. (1976). Lygus bugs as facultative predators. Dans D. R. Scott et L. E. O'Keeffe (ed.), *Lygus bug: Host plant interactions* (p. 28-35). Moscow: University of Idaho Press.
- Wheeler, A. G. Jr. et Henry, T. J. (1992). *A synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): Distribution, biology, and origin, with emphasis on North America*. Lanham, Maryland: Thomas Say Foundation Monographs.
- Wheeler, W. C., Schuh, R. T. et Bang, R. (1993). Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: Congruence between morphological and molecular data sets. *Insect Systematics and Evolution*, 24, 121-137.
- Westwood, M. N. (1978). *Temperate zone pomology*. San Francisco, CA: Freeman.
- Whitfield, J. B. et Purcell III, A. H. (2012). *Daly and Doyen's Introduction to Insect Biology and Diversity*, 3<sup>rd</sup> ed. Oxford, New York: Oxford University Press.

- Whitman, D. (1994). Plant bodyguards: mutualistic interactions between plants and the third trophic level. Dans T. N. Ananthakrishnan (ed.), *Functional Dynamics of Phytophagous Insects* (p. 207-248). New Delhi: Oxford and IBH Publishing Co.
- Whitman, D. W., Blum, M. S. et Slansky, F. Jr. (1994). Carnivory in phytophagous insects. Dans T. N. Ananthakrishnan (ed.), *Functional Dynamics of Phytophagous Insects* (p. 161-205). New Delhi: Oxford and IBH Publishing Co.
- Wiedenmann, R. N. et Wilson, L. T. (1996). Zoophytophagous Heteroptera: Summary and Future Research Needs. Dans O. Alomar et R. N. Wiedenmann (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 190-202). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Wiedenmann, R. N., Legaspi, J. C. et O'Neil, R. J. (1996). Impact of prey density and facultative plant feeding on the life history of the predator *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). Dans O. Alomar et R. N. Wiedenmann (ed.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management* (p. 57-93). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Wissinger, S. A. (1988). Effects of food availability on larval development and inter-instar predation among larvae of *Libellula lydia* and *L. luctuosa* (Odonata. Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology*, 66, 543-549.
- Woodward, G. et Hildrew, A. G. (2001). Invasion of a stream food web by a new top predator. *Journal of Animal Ecology*, 70, 273-288.
- Wright, S. (1981). Extinction-mediated competition: the *Anolis* lizards and insectivorous birds of the West Indies. *American Naturalist*, 117, 191-192.
- Yasuda, H. et Kimura, T. (2001). Interspecific interactions in a tritrophic arthropod system: effects of a spider on the survival of larvae of three predatory ladybirds in relation to aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98, 17-25.
- Yasuda, H. et Ohnuma, N. (1999). Effect of cannibalism and predation on the larval performance of two ladybird beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93, 63-67.

- Yasuda, H., Evans, E. W., Kajita, Y., Urakawa, K. et Takizawa, T. (2004). Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia*, 141, 722-731.
- Yasunaga, T., Vinokurov, N. N. et Takai, M. (1999). New records of the Heteroptera from Japan. *Rostria (Tokyo)*, 48, 1-9.
- Yeargan, K. V. (1998). Predatory Heteroptera in North American agroecosystems: An overview. Dans M. Coll et J. R. Ruberson (ed.), *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control* (p. 7-19). Lanham, Maryland: Thomas Say Publications.
- Young, H. J. (1986). Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany*, 73, 931-944.